

Biologie florale des *Callitriche* : étude sur quelques espèces d'Espagne méridionale

H. D. SCHOTSMAN

Résumé : Divers aspects de la biologie florale ont été étudiés chez 5 espèces du genre *Callitriche* provenant du Sud de l'Espagne (Prov. de Cadiz). Il s'agit de *C. brutia* Pet., *C. cribrosa* Schotsm., *C. lenisulca* Clav., *C. lusitanica* Schotsm., *C. regis-jubæ* Schotsm. Deux modes de pollinisation ont été distingués : 1) par contact entre anthère et stigmat(e)s ; 2) sans contact entre anthère et stigmates.

1. Le contact peut s'établir principalement par 2 mécanismes : a) l'étamine se courbe vers un stigmate. Ce contact peut s'effectuer dans l'air (*C. regis-jubæ* : forme terrestre) ou dans l'eau (*C. brutia* : toutes les formes) ; b) l'étamine reste droite, souvent dressée ; 1 ou 2 stigmates, plus ou moins courbés, touchent l'anthère. Ce type de pollinisation est aérien (*C. regis-jubæ*, forme à rosettes ; parfois chez des formes à rosettes de *C. lenisulca* et *C. lusitanica*) ou hyp-hydrophile (*C. lenisulca* et *C. lusitanica* : formes submergées).

2. Chez *C. cribrosa* (formes terrestre et à rosettes), la pollinisation est aérienne ; l'ep-hydrophilie est probable (grains de pollen flottants). La pollinisation hyp-hydrophile est notamment possible chez *C. lusitanica* (pollen libéré en « espace clos » entre les feuilles : cléistogamie de 2^e ordre).

Les espèces ayant le premier mode montrent les rapports pollen/ovule les plus bas et les pourcentages de méricarpes réussis les plus élevés. La pollinisation par une étamine se courbant vers un stigmate donne le meilleur rendement en méricarpes.

Au contact avec l'eau, le pollen de certaines espèces se mouille plus ou moins rapidement ; le pollen de *C. cribrosa* ne se mouille pas. Chez quelques espèces à pollinisation par contact, le pollen germe dans des anthères submergées (*C. brutia*, *C. lenisulca* : « brosses » de tubes polliniques).

La pollinisation par contact conduit à la géitonogamie obligatoire. Des espèces à pollinisation aérienne sans contact montrent une forte tendance à la géitonogamie, mais des croisements entre des individus voisins sont possibles. Cependant, l'hybridation interspécifique est rarissime : on connaît un seul hybride.

Chez des espèces hyp-hydrogames obligatoires, l'exine est fortement réduite ou absente. Des rapports existent entre les types de pollinisation, l'anatomie de l'anthère et la déhiscence.

Dans la discussion, les observations effectuées sur les espèces espagnoles ont été comparées avec les résultats que l'auteur a obtenus chez quelques autres représentants du genre *Callitriche*. Certaines tendances évolutives ont été discutées. Le dernier chapitre résume quelques comparaisons entre la biologie florale des *Callitriche* et celle d'autres Angiospermes aquatiques.

Summary : Some aspects of the floral biology of the following *Callitriche*-species from S. Spain (prov. of Cadiz) have been studied : *C. brutia* Pet., *C. cribrosa* Schotsm., *C. lenisulca* Clav., *C. lusitanica* Schotsm., *C. regis-jubæ* Schotsm. Two modes of pollination can be distinguished : 1) with contact between anther and stigma ("contacters") ; 2) without contact between anther and stigma ("non-contacters").

1. Contact can be realized principally in 2 ways : a) the stamen bends towards a deflexed stigma. This mechanism is effectuated in the air (*C. regis-jubæ* : terrestrial form) or in the water (*C. brutia* : all forms hyphydrogamous ; occasionally in immersed flowers of *C. regis-jubæ*) ; b) stamen straight, mostly upright ; 1 or 2 stigmas bend to the anther of a nearby stamen. Contact may be aerial : *C. regis-jubæ*, rosette-bearing form ; sometimes in rosette-bearing forms of *C. lusitanica* and *C. lenisulca*. Contact in the water exists in submerged forms of *C. lenisulca* and *C. lusitanica*. In *C. lenisulca*, one stigma of each ♀ flower bends upward to the anther of a younger ♂ flower in the next leaf-pair, the other bends downward to the anther of an older stamen in the preceding leaf-pair.

2. *C. cribrosa* (terrestrial and rosette-bearing forms) has aerial pollination. However, ephydrophily by floating pollen-grains is probable in nature (experiments *in vitro*). Hyphydrophilous pollination without contact may be possible a.o. in *C. lusitanica* by pollen released and enclosed between the leaves (second-order cleistogamy).

“ Contacters ” have smaller anthers, containing less pollen-grains than “ non-contacters ” ; they have a lower ratio pollen/ovule and a higher percentage of well developed mericarps. Especially pollination by bending of a stamen is very effective.

Pollen of “ non-contacters ” with aerial pollination does not become wetted in contact with the water. Pollen of *C. lusitanica* and *C. lenisulca*, occasionally shed dry from emerged anthers, becomes wetted after some time. In some “ contacters ” pollen germinates in the submerged anther : pollen-tubes form a “ brush ” between stigma and anther (*C. brutia*, *C. lenisulca*).

Pollination with contact results in obligate geitonogamy. In “ non-contacters ” with aerial pollination there is a strong tendency to geitonogamy (second-order autogamy), but cross-pollination between neighbouring individuals is possible. Interspecific hybrids, however, are extremely rare : only one is known (sterile ; $2n = 15$; probably *C. cophocarpa* × *C. platycarpa*).

The exine in obligate hyphydrogamous species (a.o. *C. brutia*) is severely reduced or absent. In spite of their generally hyphydrophilous pollination pollen-grains of *C. lenisulca* and *C. lusitanica* have an ornamented exine.

Relations exist between types of pollination, anatomical structure of the anther and dehiscence.

In the discussion the results are compared with some observations effectuated in other *Callitriche* species. Some comparisons with other aquatic Angiosperms are mentioned.

Henriette D. Schotsman, L.A. 218 du C.N.R.S., Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

INTRODUCTION

Les recherches sur la biologie florale des plantes aquatiques ont réellement débuté au cours de la 2^e moitié du XIX^e siècle.

DELPINO (1870, 1871) résuma et commenta, d'après ses observations personnelles, les premiers travaux sur la pollinisation hydrophile. Il distingue la pollinisation « subaquea » (hyp-hydrophile) et la pollinisation « natante o a livello dell'acqua » (ep-hydrophile).

Au XX^e siècle, les études sur la biologie florale connaissent des périodes de déclin et de nouvel essor. C'est surtout avec les travaux de M. ERNST-SCHWARZENBACH, relatifs

aux *Hydrocharitaceæ* (1945, 1951, 1956) que commencent des recherches plus suivies et détaillées.

Actuellement, l'intérêt porte notamment sur les Angiospermes marines. D'importantes études ont été effectuées à leur sujet : PETTITT & JERMY (1975) ; DUCKER & KNOX (1976) ; DUCKER, PETTITT & KNOX (1978) ; DE COCK (1980) ; PETTITT (1980) ; PETTITT, DUCKER & KNOX (1981).

La biologie florale des *Callitrichaceæ*, resta, dans son ensemble, mal connue jusqu'à nos jours. Le développement et la structure de l'anthere ont été étudiés sur quelques espèces par le monographe du genre, HEGELMAIER (1864, 1867). Il décrit notamment les épaisissements dans les cellules de l'endothécium chez certaines *Eu-Callitriche*, nota la réduction de ces bandes lignifiées chez *C. hamulata* ainsi que leur absence chez *C. hermaphroditica*. HEGELMAIER examina aussi le connectif de cette dernière espèce et constata que celui-ci se termine « blind und kuppenförmig » dans l'anthere. Il note également que le pollen de *C. hermaphroditica* est pourvu d'une seule membrane. D'après VAN CAMPO-DUPLAN (1951), des grains de pollen semblables existent aussi chez *C. hamulata*. D'autres types de pollen ont été mentionnés par CRANWELL (1942) et par ERDTMAN (1966).

La pollinisation de *C. hermaphroditica* avait déjà attiré l'attention de JÖNSSON (1883-1884), mais ses observations restèrent incomplètes. SCULTHORPE (1967) suppose que le pollen des espèces submergées *C. hermaphroditica* et *C. truncata* flotte dans l'eau à toute profondeur ; quelques grains pourraient ainsi atteindre des stigmates et y adhérer. L'auteur considère que cette pollinisation est tout à fait aléatoire et paraît étonné que, d'après CLAPHAM, TUTIN & WARBURG (1962), *C. hermaphroditica* soit, parmi les Callitriches britanniques, l'espèce la plus fructifère. FAEGRI & VAN DER PIJL (1979) ont une autre opinion : ils pensent que le pollen de *C. hermaphroditica*, libéré dans l'eau, monte vers la surface où — toujours d'après ces auteurs — s'exposent les stigmates.

ARBER (1920 ; 1963) et SCULTHORPE (*l.c.*) suggèrent que la pollinisation des espèces amphibies s'effectue par des insectes et probablement aussi par le vent. D'après ce dernier auteur, les espèces terrestres, e.g. *C. brachycarpa*, paraissent anémophiles. PROCTOR & YEO (1975) supposent également que, chez les espèces amphibies et terrestres, le vent est le vecteur qui transporte le pollen.

Le manque d'observations précises sur la pollinisation ne conduit pas seulement aux opinions contradictoires, mais parfois aussi aux conclusions erronées sur les conséquences de la pollinisation : on admet, sans vérification, la possibilité d'hybridation entre plusieurs espèces (CLAPHAM, TUTIN & WARBURG, 1962 : *C. hamulata* × *C. obtusangula* ; HEDBERG & HEDBERG, 1977 : hypothèse sur l'origine de certains nombres chromosomiques).

Au cours de nos études biosystématiques sur les Callitriches, nous avons abordé quelques aspects de la biologie florale. Ainsi ont été décrites et figurées pour la première fois, d'après nos observations personnelles sur du matériel vivant, la disposition et les modèles des fleurs ainsi que la pollinisation hyp-hydrophile chez *C. hamulata* Kütz. ex Koch (SCHOTSMAN, 1954, 1958) et chez *C. brutia* Pet. (SCHOTSMAN, 1961a, sous le binôme *C. pedunculata* DC.), l'aposporie de *C. palustris* L. (SCHOTSMAN, 1954), la pollinisation de l'espèce terrestre *C. deflexa* A. Br. (SCHOTSMAN, 1961a), quelques modèles de fleurs chez *C. truncata* Guss. subsp.

occidentalis (Rouy) emend. Schotsm. et *C. lusitanica* Schotsm. (SCHOTSMAN, 1967a), ainsi que celles de *C. lenisulca* Clav. (SCHOTSMAN & ANDREAS, 1974), etc...

Les résultats des études sur des exemplaires séchés permettent parfois d'en tirer certaines conclusions :

Nous avons pu suggérer chez *C. fassettii* Schotsm. (1966) et *C. pulchra* Schotsm. (1967a) la pollinisation submergée, chez *C. lusitanica* Schotsm. (1967a) deux modes différents de pollinisation, chez *C. hermaphroditica* L. (1967a) la pollinisation entre les feuilles (« en espace clos »). Dans cette dernière publication le phénomène de l'autofécondation (au point de vue génétique) que nous avons trouvé chez plusieurs espèces, a été signalé comme l'un des mécanismes d'isolement qui opèrent entre ces espèces.

Étant donnée l'importance que présente la biologie florale pour la connaissance des plantes aquatiques, en général, et pour la biosystématique des *Callitrichaceæ*, en particulier, nous avons entrepris dans les années 1979-1981 une étude détaillée sur 4 espèces réparties en Espagne (SE) ; il s'agit de *C. cribrosa* Schotsm., *C. lenisulca* Clav., *C. lusitanica* Schotsm. et *C. regis-jubæ* Schotsm. De plus, dans la même région, des observations complémentaires ont été effectuées sur *C. brutia* Pet.

Dans ce présent travail, nous traitons, pour chacune de ces espèces, notamment les sujets suivants :

- disposition des fleurs ;
- modèles des fleurs mâles : orientation de l'étamine, déhiscence de l'anthere, structure de la columelle et de l'endothécium ;
- modèles des fleurs femelles : orientation des stigmates ;
- pollen : présentation, transfert, germination ;
- pollinisation : mécanisme, rapport entre pollinisation et disposition des fleurs, rapport entre pollinisation et son milieu ;
- efficacité de la pollinisation : pourcentage de méricarpes développés.

Ces résultats sont ensuite commentés et comparés avec ceux obtenus chez quelques autres espèces du genre et notre travail se termine par une comparaison entre certains aspects de la biologie florale chez les *Callitriches* et ceux d'autres plantes aquatiques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

ESPÈCES ESPAGNOLES

Les 5 espèces ont été récoltées dans la partie SE de la province de Cadiz.

C. brutia Pet. : Espèce très répandue. Les observations ont été effectuées sur plusieurs populations.

C. cribrosa Schotsm. : Population principale : Cortijo de Cañuelo, alt. 25-30 m ; pH : 7,0-7,4 ; effervescence faible. Ruisseau traversant un pré ; une de ses rives bordée d'arbustes et de fougères. Population des *Callitriches* longue de 13,5 m, large de 2 m, comprenant au mois d'avril surtout des formes aquatiques. Le dessèchement progressif conduisait, au mois de mai, à la formation des accommodats transitoires et terrestres.

C. lenisulca Clav. : Près de Estacion San Roque ; alt. env. 10 m ; fossé formant un bassin ayant 1,50 m de diam. ; profondeur de l'eau 50-60 cm. Les *Eucalyptus*, ombrageant cette station, ont été abattus pendant la période de nos recherches (avril/mai 1979). La population de *C. lenisulca*, petite, se compose de quelques touffes encore submergées, à feuilles sublinéaires, plusieurs petits groupes à rosettes flottantes et des formes de transition.

C. lusitanica Schotsm. : Las Habas ; région à roches quartziteuses ; vallée marécageuse à Graminées, *Carex*, *Iris*, *Urginea*, *Fedia*. Parmi les bassins de différentes dimensions (superficie de 2-30 m²) se trouve un seul bassin dans lequel prospère une population de *C. lusitanica*. Cette population s'étalait sur une surface de 3 m² environ et se composait uniquement d'individus submergés. Profondeur de l'eau 40-50 cm. Eau très limpide. Sol sablonneux et vaseux ; pH : 6,3-6,5. Avec *Batrachium* sp. et *C. stagnalis*.

C. regis-jubæ Schotsm. : Plusieurs populations ont été étudiées. Population principale : Castellar de la Frontera ; alt. 120 m ; pH : 7,6-7,8 ; effervescence 0. Suintements et petit cours d'eau qui descendent entre les roches vers l'Embalse, avec bassins profonds en gradins et parties déjà en voie de dessèchement.

Pour la répartition générale des 5 espèces, voir SCHOTSMAN (1977). Hormis *C. brutia*, les espèces sont peu communes dans leurs aires géographiques et particulièrement rares au S de l'Espagne.

AUTRES ESPÈCES

Dans la Discussion nous parlons, à titre de comparaison, des résultats obtenus chez quelques autres représentants du genre *Callitriche*. Plusieurs de ces résultats font partie d'études non publiées. Il s'agit des espèces suivantes :

— Espèces terrestres : *C. deflexa* A. Br. : Portugal, Maroc, Açores ; *C. peploides* Nutt. : Amérique du Sud ; *C. sonderi* Hegelm. : Australie ; *C. terrestris* Raf. emend. Torre : Amérique du Sud.

— Espèces amphibies : *C. hamulata* Kütz. ex Koch : Pays-Bas, France ; *C. cophocarpa* Sendtn. : France, Suisse ; *C. obtusangula* Le Gall : France, Espagne, Pays-Bas ; *C. palustris* L. : Europe ; *C. platycarpa* Kütz. : France, Pays-Bas ; *C. stagnalis* Scop. : France, Espagne.

— Espèces submergées : *C. fassettii* Schotsm. : États-Unis ; *C. hermaphroditica* L. : Europe N ; *C. pulchra* Schotsm. : Libye, Gaudos ; *C. truncata* Guss. subsp. *occidentalis* (Rouy) Schotsm. : France, Espagne, Portugal.

— Notons enfin *C. mathezii* Schotsm. qui n'appartient à aucune de ces catégories.

OBSERVATIONS

Anatomie des anthères

Pour l'étude des valves et de la columelle, les anthères, d'abord vidées, ont été colorées au carmin-vert (Laboratoire de Phanérogamie, Paris).

Nous parlons ici seulement des structures telles qu'elles se présentent après la déhiscence. Dans une publication ultérieure nous reviendrons sur leur développement ainsi que sur l'origine des restes cellulaires qui couvrent, chez certaines espèces, la columelle.

Exine

L'enveloppe des grains de pollen de certaines Callitriches hyp-hydrophiles, transparente et sans structure visible, a été jusqu'ici considérée comme dépourvue d'exine. Cependant, des recherches récentes, notamment au microscope électronique par transmission, ont démontré chez quelques autres Angiospermes aquatiques que l'exine existe mais présente une minceur extrême. Chez quelques espèces sous-marines, la présence — ou l'absence — reste problématique. Ce sont seulement les grains filiformes et ceux renfermés dans des tubes mucilagineux qui n'ont pas d'exine (PETTITT, 1980 ; PETTITT & JERMY, 1975).

De telles études approfondies n'ont pas encore été effectuées sur les Callitriches. Nous n'avons donc pas de preuves que l'exine manque vraiment ou qu'elle est extrêmement réduite. Pour cette raison, nous décrivons l'exine du pollen de *C. brutia*, *C. hamulata* et de toutes les espèces submergées comme « extrêmement réduite ou absente ».

Pollinisation

Les espèces espagnoles fleurissent au mois de mars jusqu'au 15 mai environ. Les observations sur ces espèces ont été effectuées sur des populations dans la nature et sur des exemplaires cultivés dans des récipients contenant l'eau et le substratum de leurs stations.

Le comportement des fleurs ainsi que la pollinisation ont été suivis à l'aide d'une loupe bino-culaire (sur le terrain) et sous le microscope (dans les cultures).

Des observations supplémentaires (1979, 1980, 1981) et des dessins à l'aide de la chambre claire ont été effectués, d'une part, sur du matériel vivant au « Biologisch Centrum » à Haren (Pays-Bas), d'autre part, sur des plantes cultivées en Sologne (France).

Nombre de fleurs étudiées : *C. brutia* : une cinquantaine. La columelle a été aussi étudiée sur du matériel provenant d'Irlande et de France. *C. cribrosa* : 85. *C. lenisulca* : 350. *C. lusitana* : 130. *C. regis-jubæ* : 212 et une vingtaine de fleurs immergées.

Des études sur d'autres espèces ont été faites sur des plantes vivantes (*C. cophocarpa*, *C. deflexa*, *C. hamulata*, *C. obtusangula*, *C. palustris*, *C. platycarpa*, *C. stagnalis*) ou sur du matériel d'herbier, notamment : *C. fassettii*, *C. hermaphroditica*, *C. mathezii*, *C. pulchra*, *C. sonderi*.

Sur des rosettes intactes, il n'est pas possible de voir avec certitude si les grains de pollen flottants germent au contact d'un stigmate ou à quelque distance d'un stigmate. Pour cette raison, nous avons étudié, chez quelques espèces, la germination du pollen flottant *in vitro*, en présence de fleurs femelles. Celles-ci, détachées de la rosette ou encore attachées à leur feuille, flottaient sur l'eau. Les stigmates, en état réceptif mais pas encore pollinisés, touchaient la surface de l'eau sur une longueur plus ou moins importante. Espèces étudiées : *C. obtusangula*, *C. platycarpa*, *C. stagnalis*, *C. cribrosa*, *C. lenisulca* et *C. lusitanica* (pollen libéré dans l'air).

Tubes polliniques

Le passage des tubes polliniques dans les stigmates a été étudié au microscope à fluorescence sur des fleurs pollinisées dans la nature (plusieurs espèces) et sur des fleurs flottantes, pollinisées à la surface de l'eau (voir ci-dessus). Nous reviendrons sur ce sujet d'une façon plus détaillée dans une publication ultérieure.

Fixation des fleurs au FAA, puis coloration à l'aniline bleue au phosphate de K (Biologisch Centrum à Haren, Pays-Bas).

pH et effervescence

Le pH du substratum et de l'eau a été mesuré à l'aide des papiers Merck. L'effervescence, à HCl dilué, a été appréciée d'après la vigueur des bulles de gaz dégagées.

Terminologie

Pour éviter toute ambiguïté, il nous paraît utile d'expliquer quelques termes.

Columelle : Le filet de l'étamine se prolonge et se termine à l'intérieur de l'anthere faisant plus ou moins saillie. Pour indiquer cette partie terminale, nous avons adopté le terme « columelle », utilisé par CLAVAUD sur un dessin représentant l'anthere de *C. truncata*. Nous évitons, pour différentes raisons, le terme « connectif » accepté par HEGELMAIER (1864).

Géitonogamie : Hormis *C. mathezii*, espèce quasi dioïque, les Callitriches dont nous parlons dans cet article, sont monoïques et diclines ; elles n'ont jamais de fleurs hermaphrodites.

L'autogamie proprement dite, c'est-à-dire le transport du pollen, dans une fleur hermaphrodite, sur les stigmates de cette même fleur conduisant à l'autofécondation, est donc exclue. Cependant, souvent — et chez certaines espèces toujours —, les fleurs femelles sont pollinisées par les fleurs mâles d'un même individu. Il s'agit donc de géitonogamie. Au point de vue génétique, la

fécondation qui en résulte, est équivalente à l'autofécondation et donc à l'autogamie. Par conséquent, on pourrait nommer la géitonogamie des Callitriches autogamie de 2^e ordre.

Pollinisation : DELPINO (1870, 1871) avait déjà distingué des « plante idrofile », plantes dont la pollinisation s'effectue par l'eau ; il a divisé ce groupe en 2 catégories : pollinisation à la surface de l'eau (« natante o a livello dell'acqua ») et pollinisation dans l'eau (« subacquea »). ERNST-SCHWARZENBACH (1945) adopte 3 catégories : pollinisation au-dessus de l'eau, sur l'eau et dans l'eau. FAEGRI & VAN DER PIJL (1979) utilisent les termes ep-hydrophilie (sur l'eau) et hyp-hydrophilie (dans l'eau.) Nous suivrons cette dernière terminologie et utilisons le terme hyp-hydrophilie dans le sens strict du mot. La forme terrestre de *C. brutia* et celle de *C. hamulata* présentent un cas spécial : la pollinisation s'effectue dans une goutte de pluie ou de rosée. Nous la considérons comme hyp-hydrophile.

Chez quelques espèces hyp-hydrophiles, les fleurs, et donc le pollen une fois libéré, peuvent rester enfermés dans l'eau entre les feuilles. L'ensemble de ces feuilles constitue une enveloppe plus ou moins close, entourant ainsi plusieurs fleurs. Une telle disposition semble avoir deux conséquences : le pollen reste à l'intérieur de l'enveloppe et une éventuelle entrée du pollen venant du dehors est empêchée. L'effet de cette disposition est donc comparable à celui effectué par le périanthe clos des fleurs cléistogames. Chez les Callitriches, on pourrait parler de cléistogamie de 2^e ordre (terme suggéré par N. B. M. BRANTJES, Biologisch Centrum à Haren, Pays-Bas).

Nous parlons de pollinisation aérienne lorsque la pollinisation s'effectue dans l'air au-dessus du sol (espèces terrestres ; formes terrestres de certaines espèces amphibies) et dans l'air au-dessus de l'eau (notamment formes à rosettes flottantes). Remarquons toutefois que les milieux dans lesquels se développent les fleurs ne sont pas semblables : dans le premier cas, les fleurs se trouvent complètement dans l'air, mais dans le deuxième cas, les parties inférieures de l'étamine et des stigmates sont immergées.

La pollinisation ep-hydrophile s'effectue par du pollen flottant sur l'eau.

Abréviations

esp. t. : espèce terrestre ; fr : forme aquatique à rosettes flottantes ; fs : forme submergée ; ft : forme terrestre.

GÉNÉRALITÉS

Avant d'aborder notre sujet, il nous paraît utile de donner, très brièvement, quelques remarques générales sur les Callitriches ; nous nous bornons aux espèces qui sont en rapport avec notre étude.

MORPHOLOGIE ET ANATOMIE

Les feuilles, décussées-opposées, de forme linéaire ou spatulée, sont connées à la base. A l'extrémité de la tige, elles peuvent être disposées plus ou moins en spirale ; chez certaines espèces, ces feuilles, spatulées, forment une rosette qui flotte sur la surface de l'eau ou émerge parfois un peu. Hormis *C. mathezii*, quasi dioïque, les Callitriches sont monoïques et possèdent des fleurs unisexuées, se développant à l'aisselle des feuilles, dans le creux de la partie basale plus ou moins ventrue. Chez plusieurs espèces, les fleurs sont solitaires, chez d'autres on trouve une fleur mâle et une fleur femelle ensemble à une aisselle. Dans ce dernier cas, l'étamine est placée vers l'axe, donc vers la tige ; la fleur femelle se situe devant, vers la feuille.

Les fleurs sont très réduites ; la fleur mâle se compose d'une étamine, la fleur femelle d'un ovaire et de deux stigmates filiformes. Bractéoles 0, 1 ou 2, rarement plus.

L'étamine comprend un filet et une anthère à peu près en forme de fer à cheval.

L'anthère s'ouvre à la maturité par une seule fente à proximité du pourtour, séparant ainsi deux valves dont l'une est placée vers la tige, l'autre vers la feuille. La columelle est, chez les diverses espèces, de forme, de dimension et de structure anatomique différentes. Dans le plan médian (par rapport à la tige) elle est soudée à chacune des deux valves sur une longueur plus ou moins importante.

Chez quelques espèces, la couche sous-épidermique de l'anthère — l'endothécium — se compose de cellules pourvues d'épaississements. D'autres Callitriches montrent des épaississements réduits ; ces structures manquent complètement chez les espèces submergées.

La plupart des espèces possèdent un pollen sphérique. Les grains de pollen de *C. obtusangula* sont ellipsoïdaux-ovoïdes ; ceux de *C. platycarpa* se distinguent par leurs formes diverses : sphériques, tétraédriques, ovoïdes.

Le pollen de plusieurs espèces montre une exine finement ornementée. Chez d'autres espèces, l'enveloppe, mince et transparente, n'a pas de sculptures visibles. L'exine pourrait faire défaut ; il est aussi possible qu'elle soit d'une épaisseur extrêmement réduite (voir p. 115).

Parmi les grains de pollen en germination, on trouve parfois, chez certaines espèces, des grains qui forment un deuxième (très rarement un troisième) tube pollinique. Ces tubes peuvent sortir à deux endroits opposés ou à deux endroits plus rapprochés. Par la suite, il n'y a qu'un seul tube qui continue à croître (obs. sur le terrain et *in vitro*). Ce phénomène a été aussi constaté chez *Zostera* (pollen filiforme ; DE COCK, 1980).

Le très jeune ovaire se compose de deux loges transversales, mais ultérieurement une deuxième paroi divise l'ovaire en 4 loges dont chacune renferme un seul ovule. A la maturité du fruit, les 4 méricarpes se séparent. Les stigmates, filiformes, d'abord lisses, sont, à la période de réceptivité, pourvus de papilles sur la plus grande partie de leur longueur. Chez la plupart des espèces, les tubes polliniques pénètrent entre les papilles.

MILIEU

Certaines Callitriches vivent toujours complètement dans l'eau (espèces submergées obligatoires : notamment *C. hermaphroditica*) ; d'autres se développent uniquement sur sol humide (espèces terrestres obligatoires : notamment *C. deflexa*, *C. sonderi*, etc.). Les espèces submergées et les espèces terrestres se présentent donc sous une seule forme.

D'autres Callitriches, les espèces amphibies, peuvent croître dans l'eau (forme submergée et forme à rosettes flottantes), mais aussi sur sol humide (forme terrestre). Elles se présentent donc sous 3 formes principales.

C. lenisulca et *C. lusitanica* connaissent seulement deux formes : elles peuvent achever leur cycle reproductif sous la surface de l'eau mais développent aussi des rosettes flottantes (*C. lenisulca*) ou flottantes-émergées (*C. lusitanica*) qui portent des fleurs ; ces Callitriches ne forment pas d'accommodats terrestres.

Les espèces à 2, et surtout celles à 3 accommodats, montrent une plasticité végétative

extraordinaire qui se traduit en maintes formes de transition. Les changements du niveau d'eau n'ont pas seulement des conséquences importantes pour la morphologie, la disposition des feuilles et la disposition des fleurs, mais aussi pour la biologie florale.

Notons, que hormis ces modifications, diverses populations locales de certaines espèces montrent des différences génétiques, relatives notamment à la disposition des fleurs et aux caractères morphologiques. C'est surtout le cas chez des espèces à géitonogamie obligatoire.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

I. *C. cribrosa* Schotsm.

Les fleurs se trouvent sur la forme aquatique à rosettes flottantes et sur la forme terrestre.

1. FORME AQUATIQUE À ROSETTES FLOTTANTES

a) *Port*

Rosettes composées de 5-6 paires de feuilles ; celles-ci plus ou moins opposées-décussées, imbriquées, charnues, à limbe elliptique ou rhomboïde, longues jusqu'à 21 mm, larges jusqu'à 12 mm (pour d'autres caractères morphologiques, anatomiques, etc..., voir SCHOTSMAN, 1965 ; 1968 ; 1971a ; 1977).

b) *Fleurs*

Fleurs solitaires ou, plus rarement, une fleur femelle et une fleur mâle ensemble à une aisselle de feuille.

Disposition la plus fréquente : une fleur solitaire à chaque aisselle ; dans ce cas, on voit généralement une fleur mâle à une aisselle et une fleur femelle à l'aisselle opposée (Pl. 2, A, feuilles 4a, 4b). Si une aisselle porte deux fleurs, le plus souvent une mâle et une femelle (Pl. 2, A, feuille 2b), l'aisselle opposée possède toujours une fleur solitaire (Pl. 2, A, feuille 2a : fleur femelle). Une telle paire de feuilles à trois fleurs alterne souvent avec 2-4 paires à fleurs solitaires. La disposition des fleurs peut être très régulière sur certaines tiges. Toutefois, d'autres dispositions sont aussi possibles. Ainsi avons-nous remarqué de courtes tiges latérales dont au moins 6 paires consécutives (dans les aisselles des plus jeunes feuilles, les fleurs n'étaient pas encore bien visibles) portaient uniquement des fleurs femelles.

Chez la fleur femelle très jeune, les stigmates, encore courts, sont écartés, formant un angle de 30-40° environ. Les stigmates de la fleur adulte reposent, le plus souvent, par une grande partie de leur longueur, sur une feuille flottante de la rosette ; quelquefois, une partie plus ou moins longue s'étale juste au-dessus de la surface de l'eau entre les feuilles ou se dresse à peu près verticalement au-dessus de la rosette. A l'état jeune, les 2 stigmates

restent parfois très proches l'un de l'autre, couchés parallèlement sur une feuille (Pl. 2, A, feuilles 3b et 4a). Ultérieurement, après la pollinisation, ils peuvent s'écarter considérablement (Pl. 2, A, fleurs femelles appartenant à la feuille 2a et 2b).

Les étamines émergent en grande partie et se dressent au-dessus de la rosette ; elles s'allongent après la déhiscence et se recourbent horizontalement ou retombent.

L'anthère est volumineuse, large de 1-1,2 mm ; elle contient 7000-8000 grains de pollen. Après son ouverture, les bords des deux valves se tournent rapidement vers le dehors et la columelle, plus ou moins en forme de massue, devient visible. Les cellules de la columelle sont difficiles à distinguer : la columelle porte sur ses parties latérales un « tissu » de bourrelets. Ces bourrelets, plus ou moins parallèles, perpendiculaires à l'axe de l'étamine, se composent de restes cellulaires (Pl. 1, C). Chaque valve de l'anthère est soudée à la columelle par sa partie médiane sur 2/3 de sa hauteur environ (Pl. 1, C).

Les épaissements de l'endothécium sont très développés. Sur la face de la valve, ces épaissements, courbés vers le côté interne de l'anthère, forment des arcs simples ou fourchus (Pl. 1, E). Plus près de la fente, on voit aussi des épaissements en étoile ; au bord de la valve, des épaissements forment souvent un réticule.

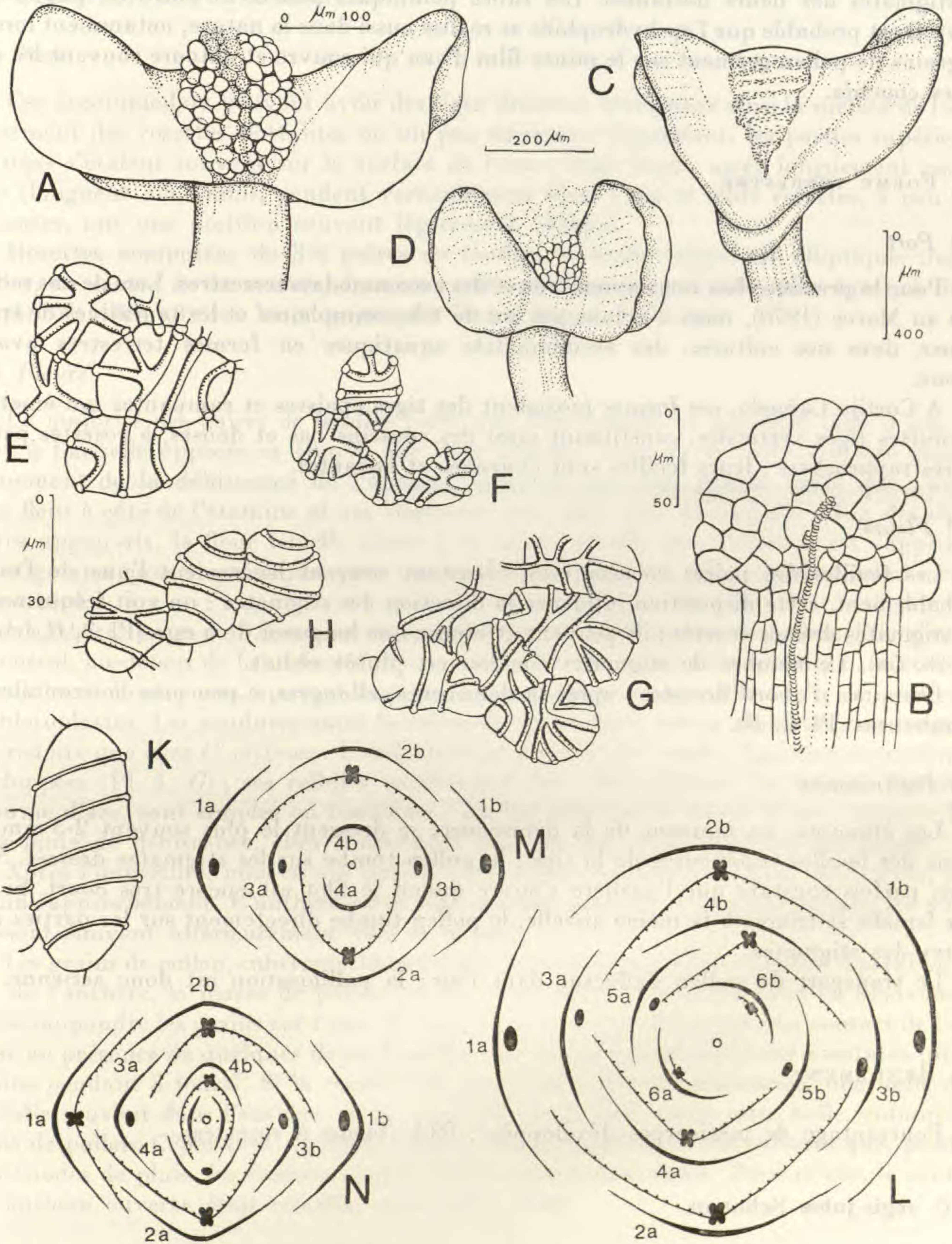
Le pollen, de couleur jaune, à exine sculptée, est pulvérulent ; les grains peuvent flotter sur l'eau et ne se mouillent pas au contact de l'eau. Quelques grains flottants germent au cours du premier jour, formant de courts tubes polliniques. Ils restent flottants et apparemment en bon état pendant 2-3 jours, mais ils ont perdu probablement le pouvoir germinatif après huit heures environ.

c) Pollinisation

Au moment de la déhiscence, l'anthère se trouve quelques mm au-dessus de la rosette. Après l'ouverture, les grains tombent, saupoudrant une partie des feuilles, certains stigmates et l'eau entre les feuilles. L'anthère se vide complètement.

En général, la pollinisation s'effectue par ces grains tombés sur les stigmates. Dans ce cas, le transport du pollen et la pollinisation se réalisent donc dans l'air.

Pl. 1. — Anthères ouvertes ; valves et columelle : **Callitriche regis-jubæ** : A, anthère vidée et valves repliées vers l'extérieur pour montrer la columelle composée de grosses cellules bombées, à parois transparentes ; un étroit et mince lambeau de restes cellulaires est visible ; B, columelle et partie supérieure du filet représentées au niveau du faisceau qui se termine à peu près au centre de la columelle. **C. cribrosa** : C, les valves se replient vers l'extérieur tout de suite après la déhiscence et l'anthère se vide ; columelle couverte de restes cellulaires. **C. brutia** : D, anthère vidée et valves repliées pour montrer la columelle à grosses cellules ; celle-ci se prolonge dans une mince cloison médiane qui se déchire au moment de la déhiscence. — Endothécium ; cellules à épaissements : E, **C. cribrosa** ; F, **C. lenisulca** ; G, **C. regis-jubæ** ; H, **C. lusitanica** ; K, **C. brutia**, bandes réduites, minces, rarement ramifiées, faisant parfois défaut. — Schémas représentant la disposition des fleurs mâles et femelles ainsi que la position des stigmates par rapport aux anthères : L, **C. lenisulca** : forme à rosettes flottantes, montrant l'alternance régulière des paires de feuilles à fleurs mâles (1, 3, 5) et des paires à fleurs femelles (2, 4, 6) ; noter aussi la position régulière des stigmates : chez chaque fleur femelle (par exemple 2a), l'un des stigmates est pollinisé par une fleur mâle plus âgée (1a), l'autre par une fleur mâle plus jeune (3b), etc... ; M, N, **C. lusitanica** : la disposition des fleurs ressemble parfois à celle de *C. lenisulca*, mais la régularité est beaucoup moins marquée ; la pollinisation d'une fleur femelle peut s'effectuer notamment : par deux fleurs mâles d'âge différent, comme chez *C. lenisulca* (N : fleur femelle 2b fécondée par les fleurs mâles 1b et 3a) ; par deux fleurs mâles du même âge (M : fleur femelle 2b fécondée par les fleurs mâles 1a et 1b) ; par une seule fleur mâle (N : les deux stigmates de la fleur 4b reçoivent le pollen de la fleur mâle 4a), etc...



Les grains flottants peuvent germer à proximité des stigmates et lorsqu'ils touchent les stigmates des fleurs flottantes. Les tubes polliniques pénètrent entre les papilles (*in vitro*). Il est probable que l'ép-hydrophilie se réalise aussi dans la nature, notamment lorsque les grains de pollen germent sur le mince film d'eau qui couvre et entoure souvent les stigmates couchés.

2. FORME TERRESTRE

a) *Port*

Pour la première fois nous avons trouvé des accommodats terrestres. Lors de nos recherches au Maroc (1970), nous n'avions pas vu de tels exemplaires et les tentatives de transformer, dans nos cultures, des accommodats aquatiques en formes terrestres avaient échoué.

A Cortijo Cañuelo, ces formes possèdent des tiges épaisses et rampantes qui émettent de courtes tiges verticales, constituant ainsi des coussins bas et denses, à rosettes petites et très rapprochées ; leurs feuilles sont charnues et luisantes.

b) *Fleurs*

Les feuilles des paires consécutives s'écartent souvent légèrement l'une de l'autre. Probablement, cette disposition influence la direction des stigmates : on voit fréquemment des stigmates dressés-écartés ; ils peuvent atteindre une longueur de 5 mm (Pl. 2, B, feuilles 2a, 4b, 5a). Le nombre de stigmates couchés est plutôt réduit.

Étamines d'abord dressées ; après la déhiscence, allongées, à peu près horizontales ou retombantes (Pl. 2, B).

c) *Pollinisation*

Les étamines, au moment de la déhiscence, se dressent le plus souvent 2-3 mm au-dessus des feuilles supérieures de la tige ; le pollen tombe sur les stigmates dressés. Nous avons parfois constaté que l'anthere s'ouvre quand le filet est encore très court. Si une fleur femelle se trouve à la même aisselle, le pollen tombe directement sur les parties inférieures des stigmates.

Le transport du pollen s'effectue dans l'air ; la pollinisation est donc aérienne.

3. RENDEMENT

Pourcentage de méricarpes développés : 69,5 (forme à rosettes).

II. *C. regis-jubæ* Schotsm.

Espèce amphibie. Les fleurs se développent sur la forme à rosettes flottantes et sur la forme terrestre.

1. FORME AQUATIQUE À ROSETTES

a) *Port*

Ces accommodats peuvent avoir des tiges dressées, atteignant ainsi la surface de l'eau ; ils forment des rosettes flottantes ou un peu émergées. Cependant, les parties supérieures des tiges s'étalent souvent sur la surface de l'eau ; leurs fruits, assez longuement pédonculés (longueur 3-5,5 mm), pendent verticalement dans l'eau et leurs rosettes, à peu près flottantes, ont une position souvent légèrement oblique.

Rosettes composées de 3-4 paires de feuilles, à limbe largement elliptique. Jeunes feuilles, au centre de la rosette, dressées ; celles de la paire suivante, plus âgées, à limbe oblique. Feuilles adultes longues jusqu'à 7 mm, larges de 3 mm.

b) *Fleurs*

La majorité des paires de feuilles porte une fleur femelle et une fleur mâle à une aisselle ; à l'aisselle opposée se trouve une fleur femelle. L'ovaire de cette dernière montre, au moment de la déhiscence de l'anthère, souvent une plus grande taille que l'ovaire de la fleur à côté de l'étamine et ses stigmates sont déjà plus développés. Chez des exemplaires appauvris, la fleur femelle située à la même aisselle que l'étamine est supprimée. Les stigmates possèdent, à peu près sur toute leur longueur, des papilles volumineuses et bombées.

L'anthère, large de 0,3 mm environ, contient env. 500 grains de pollen. Elle s'ouvre, en général, au-dessus de la surface de l'eau. La columelle, à peu près sphérique, se compose de cellules volumineuses, souvent bombées, à membrane mince (Pl. 1, A, B), pourvues de chloroplastes. Les soudures entre la columelle et les deux valves montrent une longueur plus réduite que chez *C. cribrosa*. L'endothécium possède des bandes lignifiées normalement développées (Pl. 1, G) ; ses cellules contiennent des chloroplastes. Les bandes lignifiées, en forme d'arc, sont simples ou fourchues ; parfois elles ont la forme d'une « épine ». Près de la fente de déhiscence, elles constituent souvent une demi-étoile ou une étoile.

Après l'ouverture, nous avons parfois constaté un écartement rapide des valves, suivi par un rapprochement. L'anthère reste entr'ouverte pendant un certain temps ; les valves se plient souvent ultérieurement vers le dehors.

Les grains de pollen, cohérents, blanchâtres, possèdent une exine sculptée. Après l'ouverture de l'anthère, la masse de pollen semble se gonfler et les grains sont en mouvement. Si l'on saupoudre les grains sur l'eau, ils flottent et ne se mouillent pas. Au contact de l'eau, même en présence de quelques fleurs femelles, aucune germination n'a été constatée (observations pendant 3 jours). Si la rosette est submergée après la déhiscence, une bulle d'air s'installe souvent dans l'anthère. Il est très difficile de faire sortir cette bulle, entourée de grains de pollen. Cependant, en 1981, nous avons constaté dans nos cultures que, pendant des périodes de pluie, les rosettes étaient fréquemment immergées. Dans ce cas, le contenu de l'anthère ouverte était mouillé, sans bulles d'air.

c) *Pollinisation*

α) Fleurs émergées

Fleurs mâles et femelles appartenant à la même paire de feuilles :

— Pollinisation d'une fleur femelle située à la même aisselle que l'étamine (Pl. 3, C) : L'étamine est dressée et son anthère ouverte. Le stigmate de droite de la fleur femelle s'est orienté vers l'anthère ; son sommet, touchant l'anthère, se couvre de pollen. De petits groupes de pollen tombés adhèrent à l'autre stigmate qui se trouve dans le plan horizontal, partiellement couvert par une feuille.

— Pollinisation d'une fleur femelle qui se trouve à l'aisselle opposée de celle où s'est développée l'étamine (Pl. 3, D) : Les stigmates de cette fleur « embrassent » la tige ; le sommet de son stigmate de droite est en contact avec le pollen et le deuxième stigmate se trouve dans le plan horizontal. La fleur située à côté de l'étamine est encore très jeune.

— Pollinisation des deux fleurs femelles d'une même paire de feuilles : Un stigmate de chaque fleur s'est orienté vers l'anthère et la touche au moment de l'ouverture (Pl. 3, E).

Fleurs mâles et femelles appartenant à 2 paires de feuilles différentes :

— Une fleur femelle reçoit le pollen d'une fleur mâle plus âgée, appartenant à la paire de feuilles qui précède celle de la fleur femelle (Pl. 3, F). Au début des observations, l'étamine (aisselle de la feuille numérotée 1a), à filet très court, se trouve sur la feuille 1a. L'anthère, touchant aussi cette feuille, s'ouvre et le pollen blanchâtre et cohérent devient visible. Le filet commence alors à s'allonger ; l'étamine se lève lentement et se dresse, en se dirigeant vers la feuille 3a. Les deux valves de l'anthère divergent de plus en plus ; c'est comme si la masse de pollen se gonflait. Les grains changent de position ; quelques-uns tombent, mais la majorité reste entre les valves. Après 3 heures, l'anthère, diminuée en volume, touche la feuille 3a. Entre temps, le stigmate de droite d'une fleur femelle située à l'aisselle de la feuille 2a, donc plus jeune que l'étamine, s'est allongé à peu près dans le plan horizontal et entre en contact avec l'anthère.

— La fleur femelle reçoit du pollen d'une fleur mâle plus jeune, appartenant à la paire de feuilles qui suit celle de la fleur femelle (Pl. 3, G ; aucun stigmate n'a touché l'étamine 1a).

β) Fleurs immergées temporairement

Chez ces exemplaires appauvris, présents dans nos cultures en 1981, les stigmates des fleurs femelles « embrassent » la tige. A l'aisselle opposée se trouve l'étamine qui s'oriente vers l'un des stigmates ; l'anthère touche, en général, la base du stigmate.

Parfois, l'étamine ne se courbe pas suffisamment et n'atteint donc pas le stigmate de la fleur femelle opposée. D'autre part, le contact peut s'établir entre une étamine légèrement courbée et la partie supérieure ascendante d'un stigmate.

Nous ignorons si les anthères peuvent s'ouvrir sous la surface de l'eau.

Nous avons pu constater que le pollen, restant dans l'anthère, germe dans l'eau et que les tubes polliniques pénètrent dans le stigmate. Ces tubes peuvent avoir une longueur de 200 μm environ, avant qu'ils ne touchent le stigmate.

Le développement d'une dizaine de fruits à 2-4 méricarpes prouve que la pollinisation et la fécondation sont possibles chez les fleurs immergées. *C. regis-jubæ* peut donc être occasionnellement hyp-hydrogame.

2. FORME TERRESTRE

a) *Port*

Les accommodats terrestres peuvent former des gazons sur un sol humide. Dans des habitats très ensoleillés, les individus sont souvent de petite taille. En revanche, à l'ombre, les plantes produisent des tiges allongées, enracinées aux nœuds ; tiges et feuilles s'étalent sur le substratum et les fruits, pédonculés, mûrissent dans le sol. Entre des Graminées et aussi dans les cultures, les tiges sont souvent dressées.

b) *Fleurs*

Chez des plantes étalées sur sol humide, on trouve 3 fleurs par paire de feuilles : une fleur femelle solitaire à une aisselle, une étamine et une fleur femelle ensemble à l'aisselle opposée. En général, les stigmates de chaque fleur femelle se courbent en arrière et embrassent la tige.

Le dessèchement progressif du sol freine le développement de jeunes feuilles aux extrémités des tiges. En revanche, des bourgeons commencent à apparaître aux aisselles des feuilles dans lesquelles se trouvent des fruits. Ces bourgeons forment de très courtes tiges dressées à 2 ou 3 paires de petites feuilles, dont les aisselles portent des fleurs solitaires : une fleur mâle à l'une des aisselles et, à l'aisselle opposée, une fleur femelle.

Sur des tiges dressées parmi d'autres plantes ou dans des cultures, on trouve également des fleurs solitaires.

c) *Pollinisation*

— Paires de feuilles à 2 fleurs femelles : L'étamine se courbe de telle façon que l'anthere, au moment de son ouverture, touche à l'un des deux endroits où 2 stigmates se croisent (l'un appartenant à la fleur femelle de la même aisselle, l'autre à la fleur femelle opposée ; Pl. 3, A). Une dizaine de minutes après la déhiscence, plusieurs grains de pollen adhèrent déjà aux deux stigmates croisés.

— Paires de feuilles à 1 fleur femelle : Les stigmates sont encore assez courts ; l'étamine s'est déjà courbée vers l'un d'eux (Pl. 3, B).

— Sur la plupart des tiges dressées, la pollinisation ne se réalise pas (déhiscence insuffisante ; pas de contact entre anthère et stigmate).

3. RENDEMENT

Pourcentage de méricarpes bien développés : 91,4 (forme terrestre).

III. *C. brutia* Pet.

Espèce amphibie. Les fleurs se développent sur la forme submergée, la forme à rosettes flottantes et sur la forme terrestre.

1. PORT (des trois formes)

Voir nos publications de 1961a, 1976 et 1977.

2. FLEURS (des trois formes)

Voir nos publications de 1961a, 1976 et 1977. Nous ajoutons ici quelques observations complémentaires. La columelle, à grosses cellules, se prolonge — vers le sommet de l'anthere — dans une mince couche de cellules qui se déchire au moment de la déhiscence mais reste encore visible après cette ouverture (Pl. 1, D). Les valves de l'anthere, après la déhiscence, s'écartent plus ou moins mais ne se replient pas vers l'extérieur.

Des cellules volumineuses constituent l'endothécium de l'anthere ; leurs épaisissements sont minces et arqués (Pl. 1, K). Dans plusieurs anthères, on trouve un nombre plus ou moins élevé de cellules sans épaisissements.

3. POLLINISATION (sur les trois formes)

Le matériel vivant sur lequel, pour la première fois, nous avons trouvé le mode de pollinisation, provenait du Portugal. Ultérieurement, nos observations effectuées sur des formes aquatiques et terrestres en Sologne (France) et à Majorque (Iles Baléares, Espagne), confirmaient nos premières conclusions : une paire de feuilles porte, en général, à l'une des deux aisselles une fleur mâle, à l'aisselle opposée une fleur femelle. Les stigmates filiformes de cette dernière fleur se courbent en arrière, vers le bas ; leurs sommets se trouvent, par conséquent, un peu en dessous de l'aisselle où a pris naissance l'étamine. Celle-ci, petite, se courbe vers l'un des deux stigmates, de sorte que l'anthere le touche au moment de la déhiscence. Les grains de pollen, incolores, à paroi mince, germent peu de temps après en grande partie dans l'anthere. Les tubes polliniques, formant une « brosse » en sortant de l'anthere, pénètrent facilement dans le stigmate.

Cependant, il y a des populations dont les individus montrent un certain nombre d'étamines dressées. Nous avons constaté ce fait notamment sur des exemplaires récoltés en Iran par K. H. RECHINGER (SCHOTSMAN, 1976). Un phénomène analogue se produit chez plusieurs populations de *C. brutia* étudiées par nous en Espagne (SE). Chez ces plantes, plusieurs stigmates, tout en se courbant en arrière, restent à peu près dans le plan horizontal ; dans ce cas, l'un des deux stigmates entre en contact avec l'anthere par son sommet ascendant.

Exceptionnellement, on voit une étamine à chaque aisselle d'une paire de feuilles et il se peut que l'une se courbe et que l'autre reste dressée.

4. RENDEMENT

Pourcentage de méricarpes bien développés : 90,0 (forme à rosettes).

IV. *C. lenisulca* Clav.

Fleurit sur la forme submergée et la forme à rosettes flottantes. Il n'y a pas de forme terrestre.

1. FORME SUBMERGÉE

a) *Port*

Toutes les feuilles sont sublinéaires, plus larges à la base qu'à l'apex. Les feuilles au sommet de la tige prennent une position plus ou moins oblique.

b) *Fleurs*

Fleurs solitaires. Il y a, en général, une alternance régulière d'une paire de feuilles à fleurs femelles et d'une paire à fleurs mâles (Pl. 2, C) ; cependant, elle est parfois moins stricte que sur la forme à rosettes : une tige peut former, après une paire de feuilles à fleurs femelles, une ou deux paires dont une aisselle possède une fleur mâle et l'aisselle opposée une fleur femelle. Ces paires sont suivies par une paire à fleurs femelles ou, moins fréquemment, par une paire à fleurs mâles.

Les étamines sont dressées. Les anthères possèdent un endothécium orné d'épaississements bien développés (Pl. 1, F). Ces épaississements se présentent sous forme d'arcs simples ou fourchus. Après la déhiscence, les anthères ne s'ouvrent pas largement mais restent entr'ouvertes.

c) *Pollinisation*

Si la disposition des fleurs montre une alternance régulière d'une paire de feuilles à fleurs mâles et d'une paire de feuilles à fleurs femelles, il y a 2 possibilités :

— Le stigmate de gauche¹ de chaque fleur femelle se courbe vers le bas et entre ainsi en contact avec l'anthère de la fleur mâle la plus proche, appartenant à la paire de feuilles qui précède celles de la fleur femelle (Pl. 2, C ; fleurs mâles 1a et 1b). L'autre stigmate se dresse vers la fleur mâle la plus proche, appartenant à la paire de feuilles qui succèdent à celle des fleurs femelles (Pl. 2, C ; fleurs mâles 3a et 3b). Chaque fleur femelle reçoit donc le pollen de deux fleurs mâles d'âge différent.

— Le stigmate de gauche d'une fleur femelle et le stigmate de droite de la fleur femelle opposée touchent l'anthère d'une étamine qui précède ces fleurs ; les deux autres stigmates atteignent l'anthère de l'étamine opposée. Cette position est rare.

Si une paire de feuilles porte une fleur femelle à une aisselle et une fleur mâle à l'aisselle opposée, l'un des deux stigmates touche l'anthère de cette fleur mâle (Pl. 2, D ; fleur femelle 1a et fleur mâle 1b). Dans la paire de feuilles suivante le stigmate de droite d'une fleur

1. Nous avons très rarement vu l'inverse.

femelle (2a) et celui de gauche de la fleur femelle opposée (2b) se sont courbés vers la même anthère. Dans ce cas, il y a donc trois fleurs fécondées par le pollen d'une seule anthère.

Après la déhiscence, le pollen germe rapidement dans l'anthère entr'ouverte et les tubes polliniques forment une « brosse » sortant de l'ouverture ; plusieurs atteignent le stigmate (Pl. 2, E).

Nous avons pu constater à plusieurs reprises qu'un stigmate est attaché à une anthère par un « tissu » de tubes polliniques (Pl. 2, F). Le nombre de tubes pénétrant ainsi dans un stigmate s'élève au moins à une trentaine. Des « flocons » de pollen avec leurs tubes polliniques enchevêtrés se détachent parfois de l'anthère.

La forme submergée est hyp-hydrogame et la pollinisation se réalise par contact entre anthère et stigmate.

2. FORME AQUATIQUE À ROSETTES FLOTTANTES

a) Port

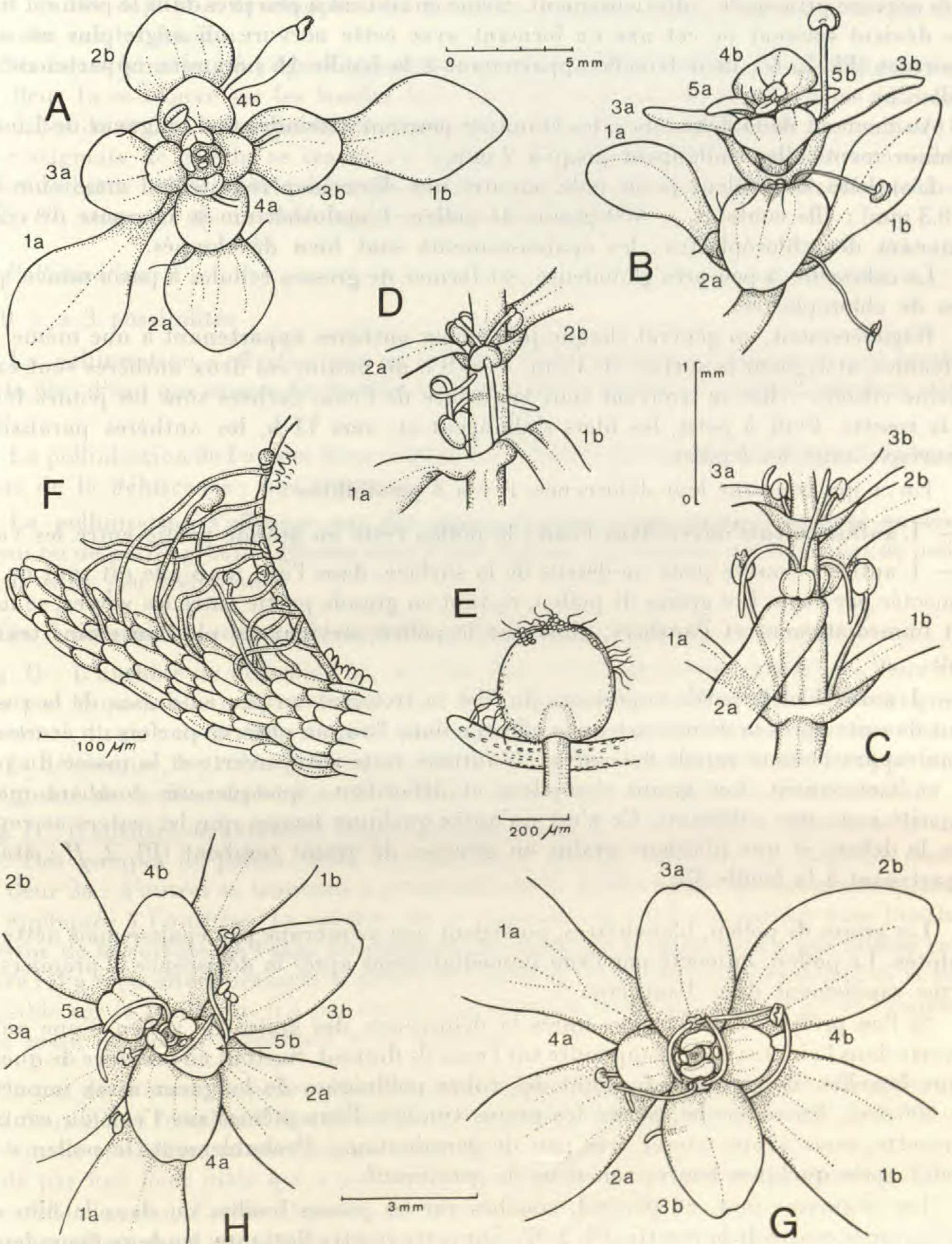
La rosette flottante mesure jusqu'à 2 cm de diam. et se compose de 7-8 paires de feuilles spatulées (pour d'autres détails, voir : SCHOTSMAN & ANDREAS, 1974).

b) Fleurs

Les fleurs, toujours solitaires, se développent dans la rosette. On trouve, en général, une alternance très régulière d'une paire de feuilles à fleurs femelles et d'une paire à fleurs mâles (Pl. 1, L ; voir aussi SCHOTSMAN & ANDREAS, *l.c.*).

Pl. 2. — **Callitriche cribrosa**, pollinisation aérienne, sans contact entre anthère et stigmate : **A**, rosette flottante ; l'étamine à l'aisselle de la feuille 4b est dressée, sa partie supérieure émerge ; au moment de la déhiscence, les grains de pollen tombent ; étamine 2b allongée et recourbée après la déhiscence ; jeunes stigmates parallèles, couchés sur les feuilles 3b et 4a ; stigmates après la pollinisation allongés, écartés (fleurs 2a, 2b) ; **B**, forme terrestre ; étamine dressée à la déhiscence (3b) ; étamines après la déhiscence allongées, recourbées ou retombantes (1b, 2a) ; jeunes stigmates écartés-dressés (fleurs 4b, 5a). — **C. lenisulca**, différents modes de pollinisation : hyp-hydrophile par contact entre stigmate et anthère (C-G) ; aérienne par contact (H). FORMES SUBMERGÉES : **C**, alternance régulière de paires de feuilles à fleurs mâles (numérotées 1 et 3) et à fleurs femelles (une paire, numérotée 2) ; le stigmate de gauche de chaque fleur femelle reçoit le pollen d'une étamine appartenant à la paire de feuilles 1, précédant celle de la fleur femelle (2) ; les stigmates de droite recevront le pollen des étamines de la paire de feuilles 3 ; **D**, disposition de fleurs moins fréquente : à l'aisselle opposée d'une fleur mâle (1b) se trouve une fleur femelle (1a) ; un stigmate de cette fleur entre en contact avec l'anthère ; un stigmate de la fleur 2a et l'un de la fleur 2b touchent aussi le pollen dans cette anthère ; **E**, sommet de stigmate appliqué contre une anthère entr'ouverte ; germination du pollen dans l'anthère, après la déhiscence ; « brosse » des tubes polliniques qui sortent de l'anthère ; **F**, détail, pénétration des tubes polliniques entre les papilles du stigmate. ROSETTES FLOTTANTES : **G**, étamines et stigmates étalés dans le film d'eau couvrant la partie centrale de la rosette ; anthères des étamines 2a et 2b immédiatement mouillées après la déhiscence à la surface de l'eau ; le stigmate de droite de la fleur 1a et le stigmate de gauche de la fleur 3b ont touché l'anthère 2a, dont ils ont reçu le pollen ; un stigmate de la fleur 1b et l'un de la fleur 3a s'appliquent à l'anthère 2b. Les stigmates de droite des fleurs 3a et 3b entourent le centre de la rosette et se trouvent à l'endroit où les anthères 4a et 4b vont apparaître ; **H**, l'étamine 3b est dressée et émergée, la déhiscence a eu lieu dans l'air ; le stigmate de droite de la fleur 2a, aussi émergé, a touché cette anthère et reçu du pollen ; stigmates des autres fleurs couchés sur les feuilles.

Bractéoles non représentées dans les figures.



Au début de leur développement, les fleurs, insérées à l'aisselle des feuilles, se situent sur la nervure principale ; ultérieurement, même en restant à peu près dans le plan du limbe, elles dévient souvent de cet axe en formant avec cette nervure un angle plus ou moins important (Pl. 2, *G* ; fleur femelle appartenant à la feuille 1b ; étamine appartenant à la feuille 2b).

Au moment de la déhiscence, les étamines peuvent atteindre une longueur de 1,5 mm ; ultérieurement, elles s'allongent jusqu'à 2 mm.

L'anthère, de couleur jaune pâle, montre une dimension réduite (au maximum large de 0,3 mm) ; elle contient \pm 400 grains de pollen. L'endothécium se compose de cellules contenant des chloroplastes ; les épaisissements sont bien développés.

La columelle, à peu près globuleuse, est formée de grosses cellules à paroi mince, pourvues de chloroplastes.

Régulièrement, en général chaque jour, deux anthères appartenant à une même paire de feuilles, atteignent la surface de l'eau. Vers 9 h du matin, ces deux anthères sont encore à peine visibles ; elles se trouvent sous la surface de l'eau, cachées sous les jeunes feuilles de la rosette. Petit à petit, les filets s'allongent et, vers 11 h, les anthères paraissent à la surface, entre les feuilles.

En ce qui concerne leur déhiscence, il y a 3 possibilités :

- L'anthère s'entr'ouvre dans l'eau ; le pollen reste en grande partie entre les valves.
- L'anthère s'ouvre juste au-dessus de la surface, dans l'air, mais elle est tout de suite humectée par l'eau. Les grains de pollen, restant en grande partie entre les valves, se mouillent immédiatement et l'anthère, ainsi que le pollen, deviennent plus ou moins transparents.
- L'anthère et la partie supérieure du filet se trouvent un peu au-dessus de la rosette. Tout de suite après la déhiscence qui s'effectue dans l'air, on observe parfois un écartement et un rapprochement rapide des valves. L'anthère reste entr'ouverte et la masse du pollen est en mouvement. Les grains s'empilent et débordent ; quelques-uns tombent mais la majorité reste très cohérente. Ce n'est qu'après quelques heures que les valves se replient vers le dehors et que plusieurs grains ou groupes de grains tombent (Pl. 2, *H* ; étamine appartenant à la feuille 3b).

Les grains de pollen, blanchâtres, possèdent une membrane peu épaisse mais nettement sculptée. Le pollen, humecté par l'eau immédiatement après la déhiscence (2 premiers cas), germe rapidement dans l'anthère.

Si l'on prélève, 1 à 2 heures après la déhiscence, des grains de pollen d'une anthère ouverte dans l'air et si on les saupoudre sur l'eau, ils flottent. Surtout en présence de quelques fleurs femelles, ils germent, formant des tubes polliniques de longueur assez importante (\pm 300 μ m). En revanche, parmi les grains tombés d'eux-mêmes sur l'eau du centre de la rosette, nous avons trouvé très peu de germinations. Probablement, le pollen « sec » perd-il après quelques heures son pouvoir germinatif.

Les stigmates sont, en général, couchés sur les jeunes feuilles ou dans le film d'eau qui couvre le centre de la rosette (Pl. 2, *G*). Sur cette rosette flottante, les deux fleurs femelles appartenant aux feuilles 3a et 3b, se trouvent près du centre. Dans le plan horizontal, le stigmate de droite de chaque fleur se courbe autour de la paire de feuilles la plus jeune,

empruntant l'espace plus ou moins annulaire qui se trouve entre cette paire et quelques autres feuilles déjà plus développées. Le deuxième stigmate, celui de gauche, restant droit, se couche sur les feuilles.

Des fleurs femelles plus âgées appartiennent aux feuilles 1a et 1b. Le stigmate de droite de la fleur 1a se trouve sur les feuilles 1a et 2a ; son stigmate de gauche passe en dessous des feuilles 3a et 2b. Le stigmate de droite de la fleur 1b est couché sur les feuilles 1b et 2b. Le stigmate de gauche se trouve en dessous de la feuille 3b ; le sommet est visible à gauche de cette feuille. Quelquefois, la partie supérieure du stigmate se dresse et émerge (Pl. 2, *H* ; stigmate de la fleur appartenant à la feuille 2a).

c) *Pollinisation*

Il y a 3 possibilités :

— La pollinisation s'effectue par un contact établi entre un stigmate et une anthère dans le film d'eau qui couvre les feuilles au centre de la rosette (2 premiers cas de la déhiscence).

— La pollinisation de l'un des deux stigmates s'effectue par contact au-dessus de la rosette (3^e cas de la déhiscence ; peu fréquent).

— La pollinisation s'effectue par des grains tombés d'une anthère ouverte au-dessus de l'eau ou de petits groupes germés dans l'eau. Parfois, un stigmate ne reçoit pas de pollen. Ces cas sont peu fréquents.

Ces 3 possibilités sont représentées sur la Planche 2, *G*, *H*.

Fig. *G* : L'anthère de l'étamine 2a, ouverte dans l'eau, est encore proche des deux stigmates par lesquels elle a été touchée : l'un des stigmates de la fleur femelle 3b (stigmate de gauche), l'autre de la fleur femelle plus âgée 1a (stigmate de droite). Quelques heures après la déhiscence, les tubes polliniques ont pénétré dans ces stigmates. De la même façon, un stigmate de la fleur 3a et l'un de la fleur 1b ont reçu le pollen de l'étamine 2b.

Fig. *H* : L'anthère de l'étamine 3b, ouverte au-dessus de l'eau, montre nettement la columelle. Des groupes de pollen, dont une partie est germée, adhèrent au stigmate émergé de la fleur 2a ; d'autres se trouvent à proximité sur la feuille tandis qu'une petite quantité reste appliquée à l'anthère. Le sommet de ce stigmate est entré en contact avec l'anthère au-dessus de la surface de l'eau. Le stigmate de droite de la fleur 4a n'a pas touché cette anthère ; il a reçu ultérieurement le pollen de l'anthère 5b. Le stigmate de droite de la fleur 2b, visible sur la feuille 3a, n'a pas touché l'anthère 3a et au moment où je l'ai examinée, aucun grain de pollen n'adhérait à ce stigmate.

En cas de contact, le pollen d'une anthère atteint donc deux stigmates ; ils appartiennent à deux fleurs femelles d'âge différent. On peut dire aussi que la pollinisation de chaque fleur femelle se réalise, en général, par deux fleurs mâles : l'un de ses deux stigmates est fécondé par une fleur mâle qui a pris naissance à la paire de feuilles qui précède celle de la fleur femelle ; dans l'autre stigmate pénètrent les tubes polliniques provenant d'une fleur plus jeune, située dans la paire de feuilles qui suit celle de la fleur femelle. Le schéma (Pl. 1, *L*) montre nettement la configuration souvent très régulière de la disposition des stigmates et des anthères.

3. RENDEMENT

Pourcentage de méricarpes développés : 86,5 (forme submergée).

V. *C. lusitanica* Schotsm.

Fleurit sur la forme submergée et sur la forme à rosettes flottantes ou émergées.

1. FORME SUBMERGÉE

a) *Port*

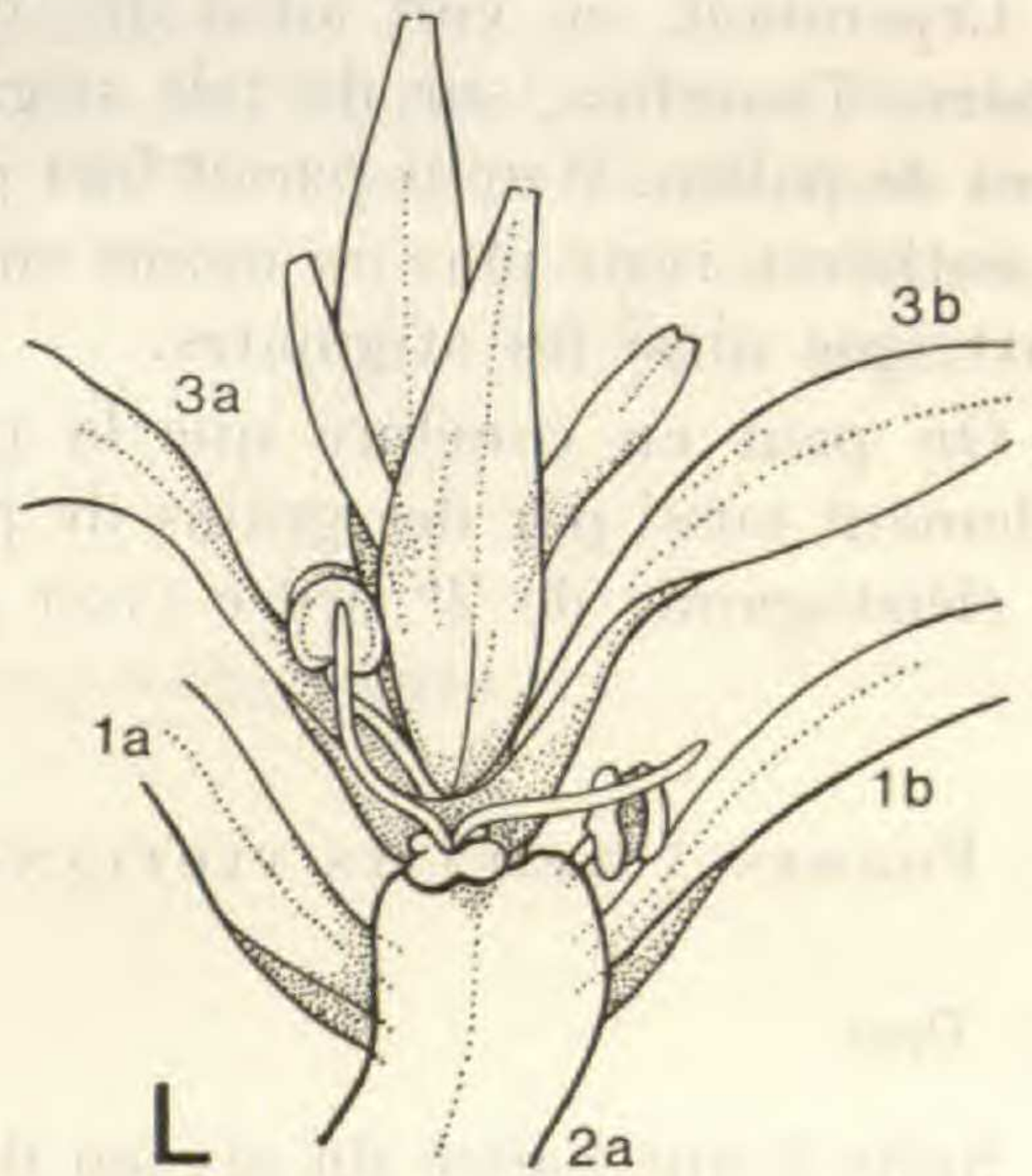
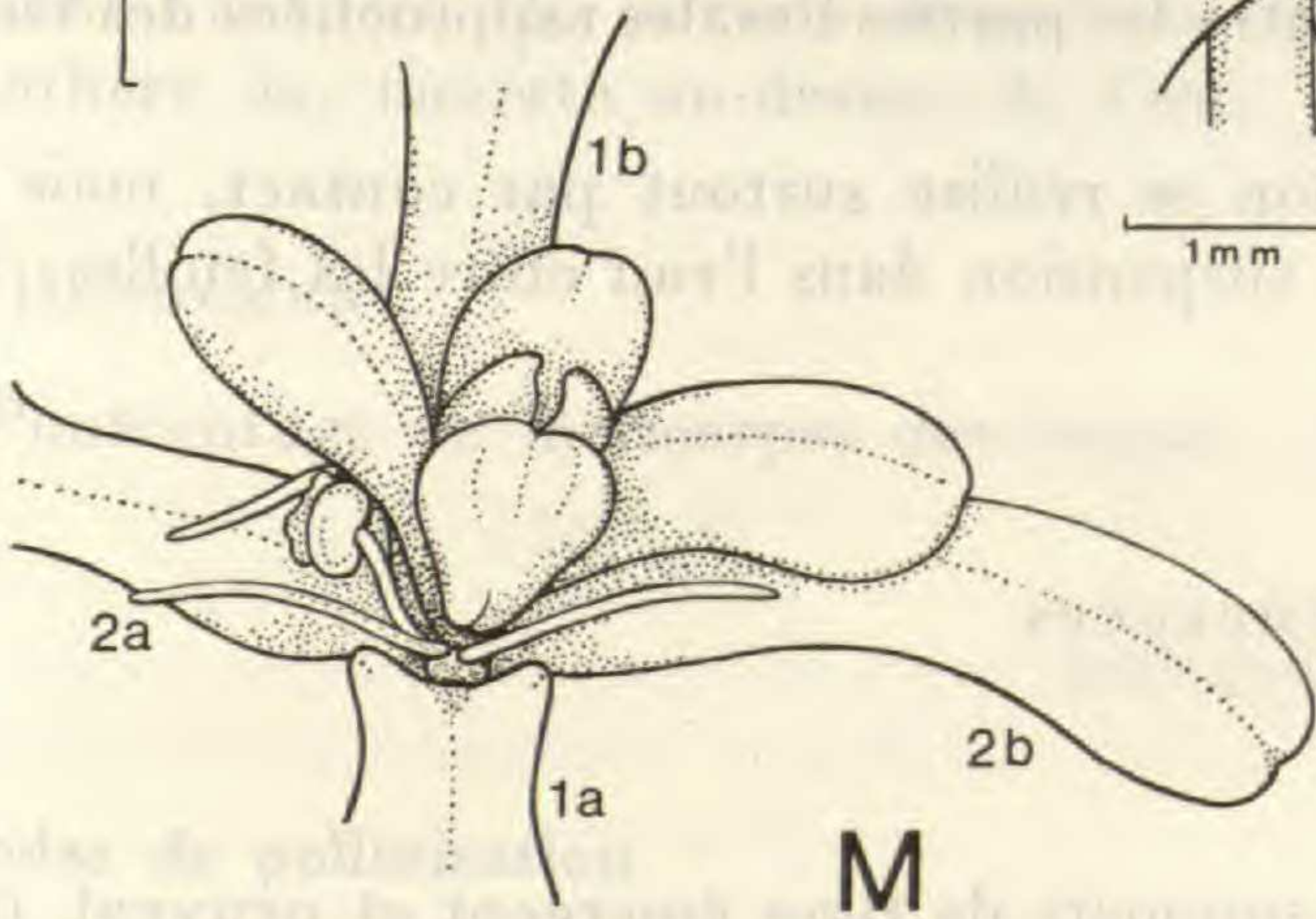
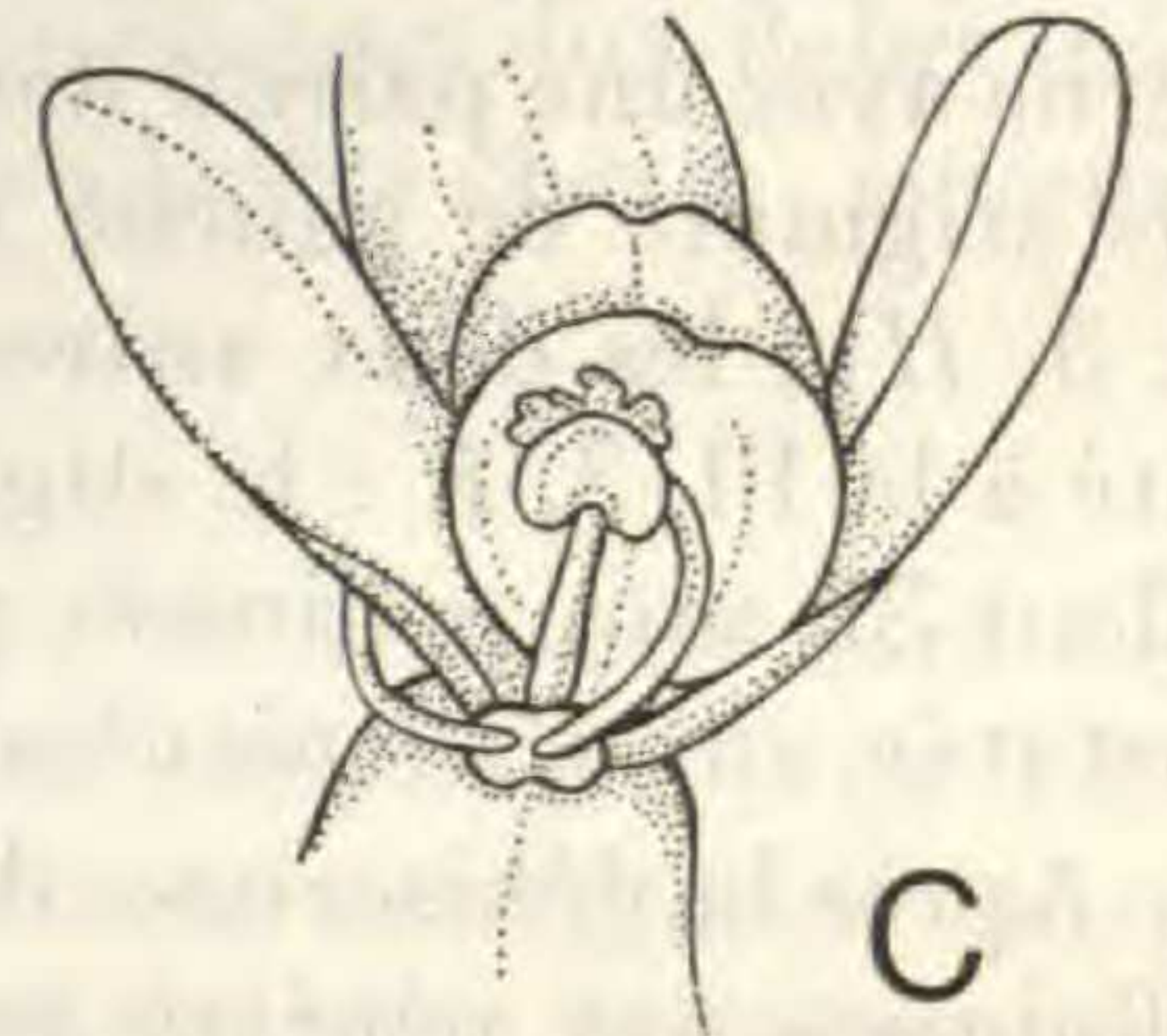
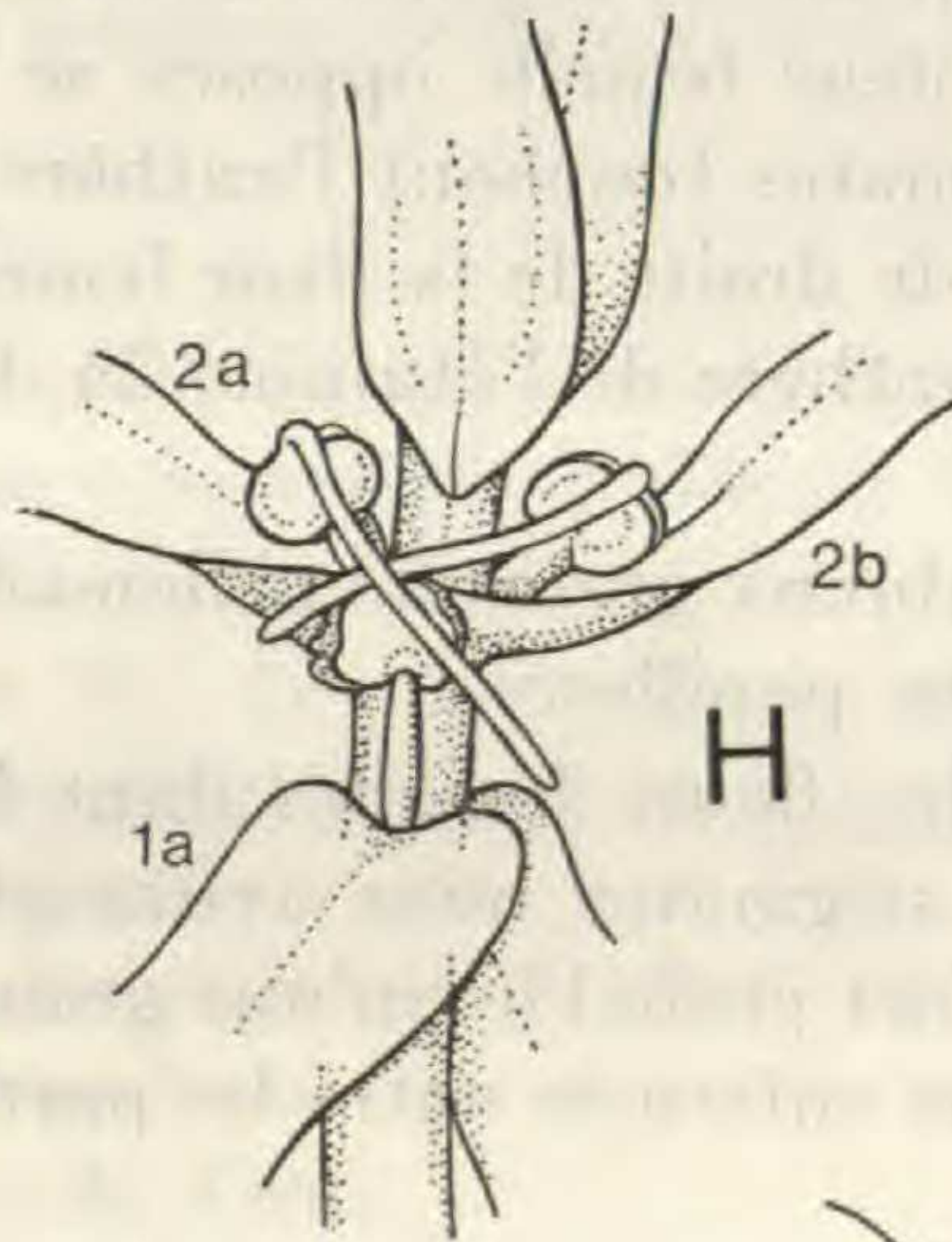
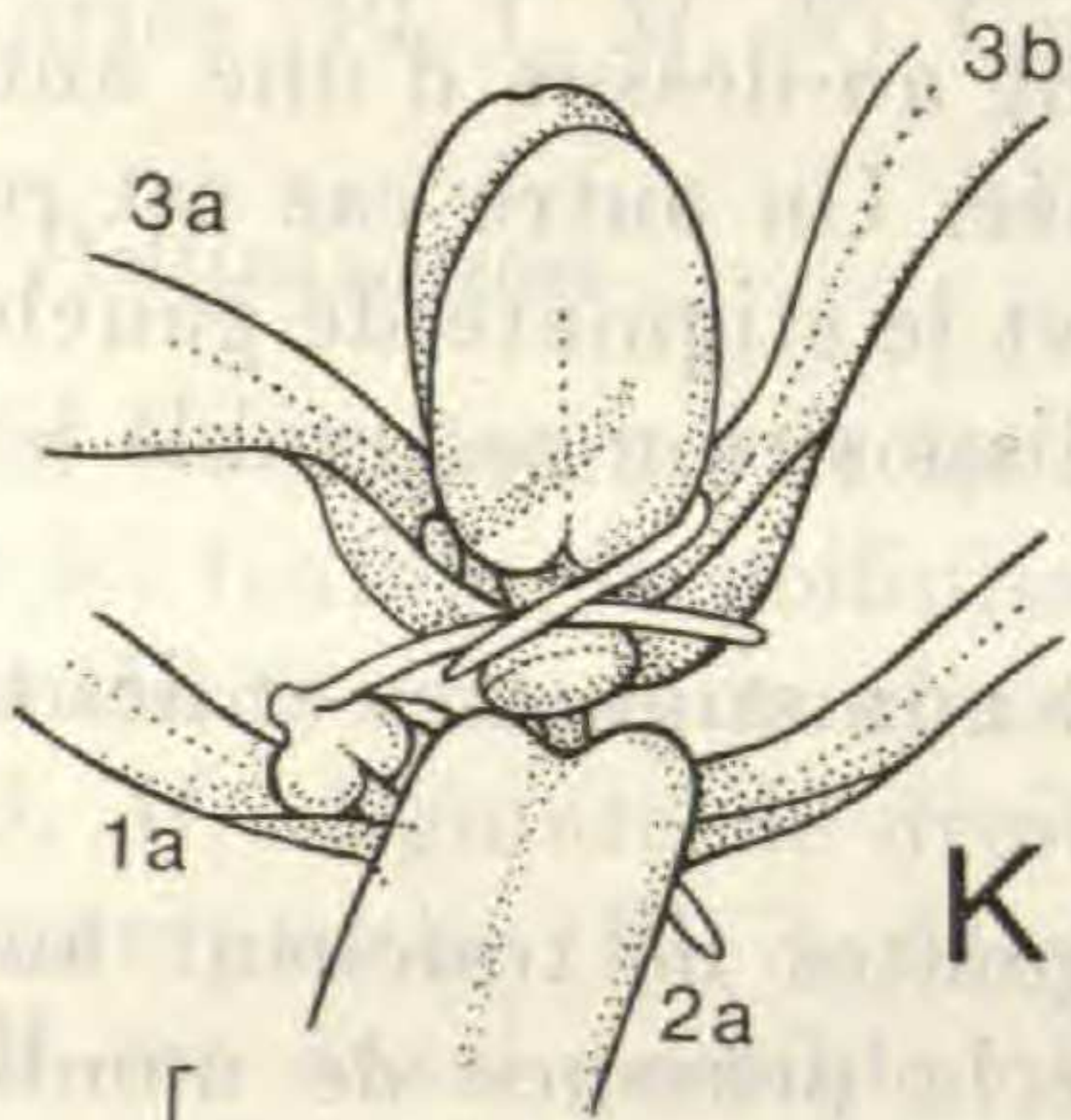
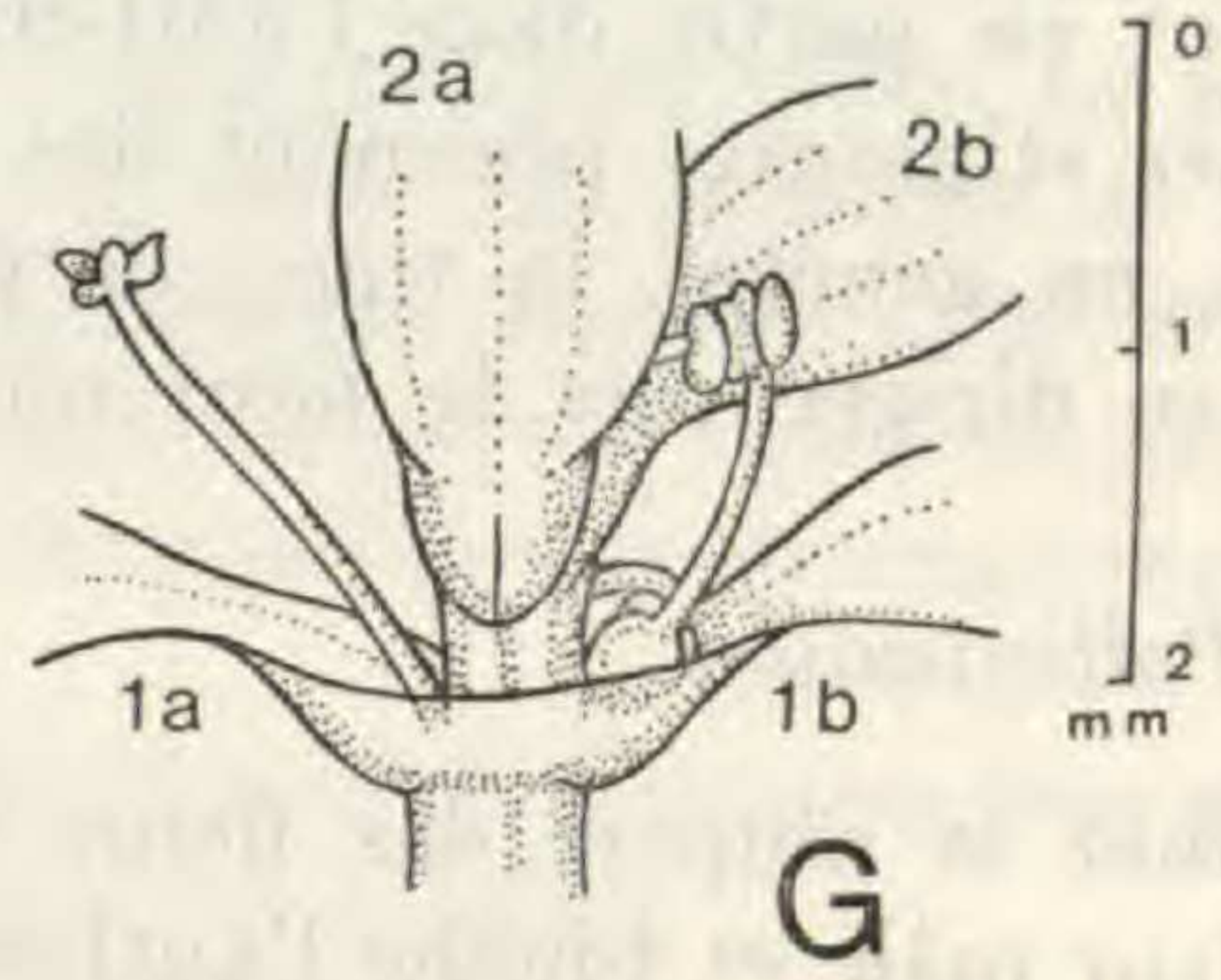
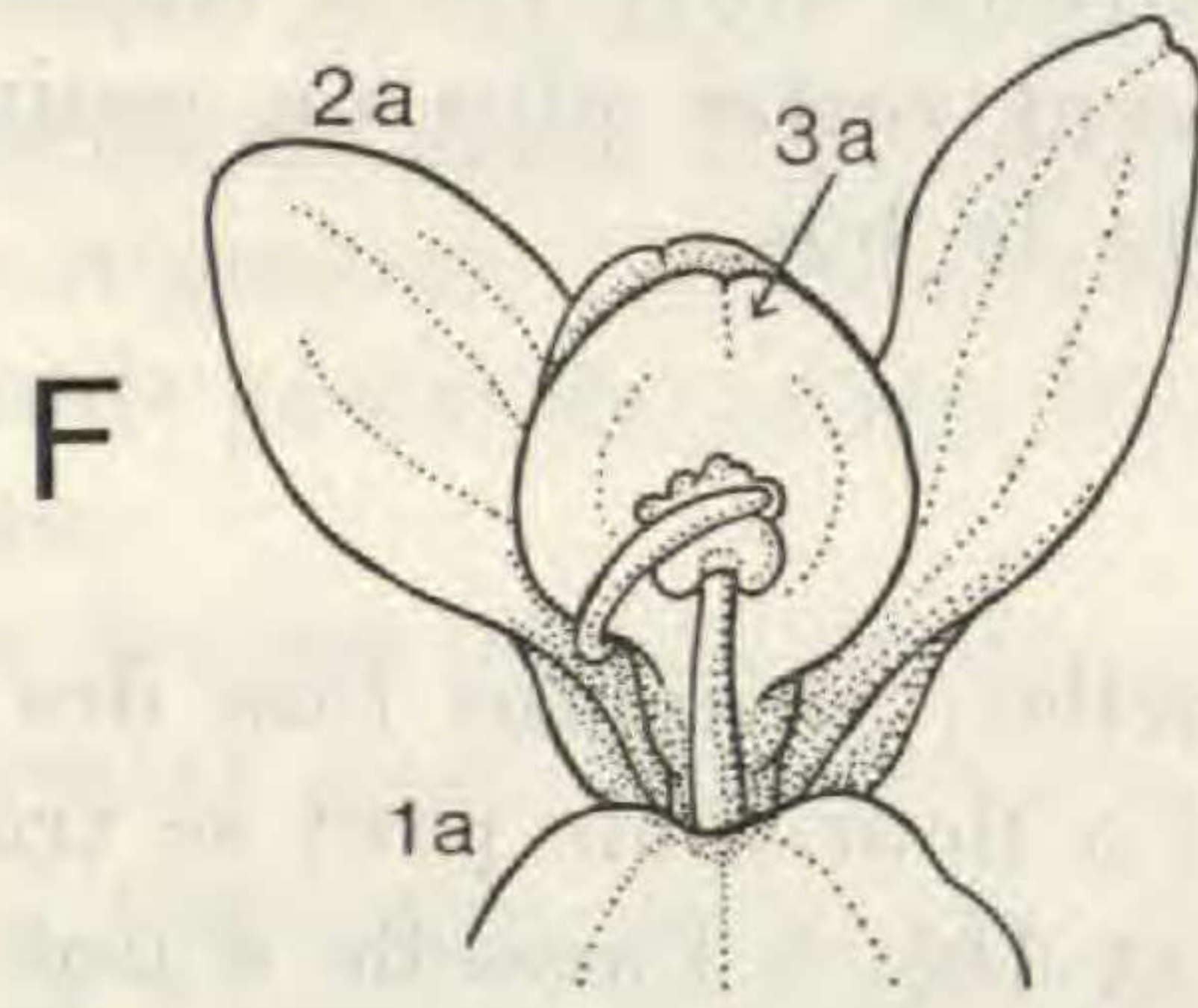
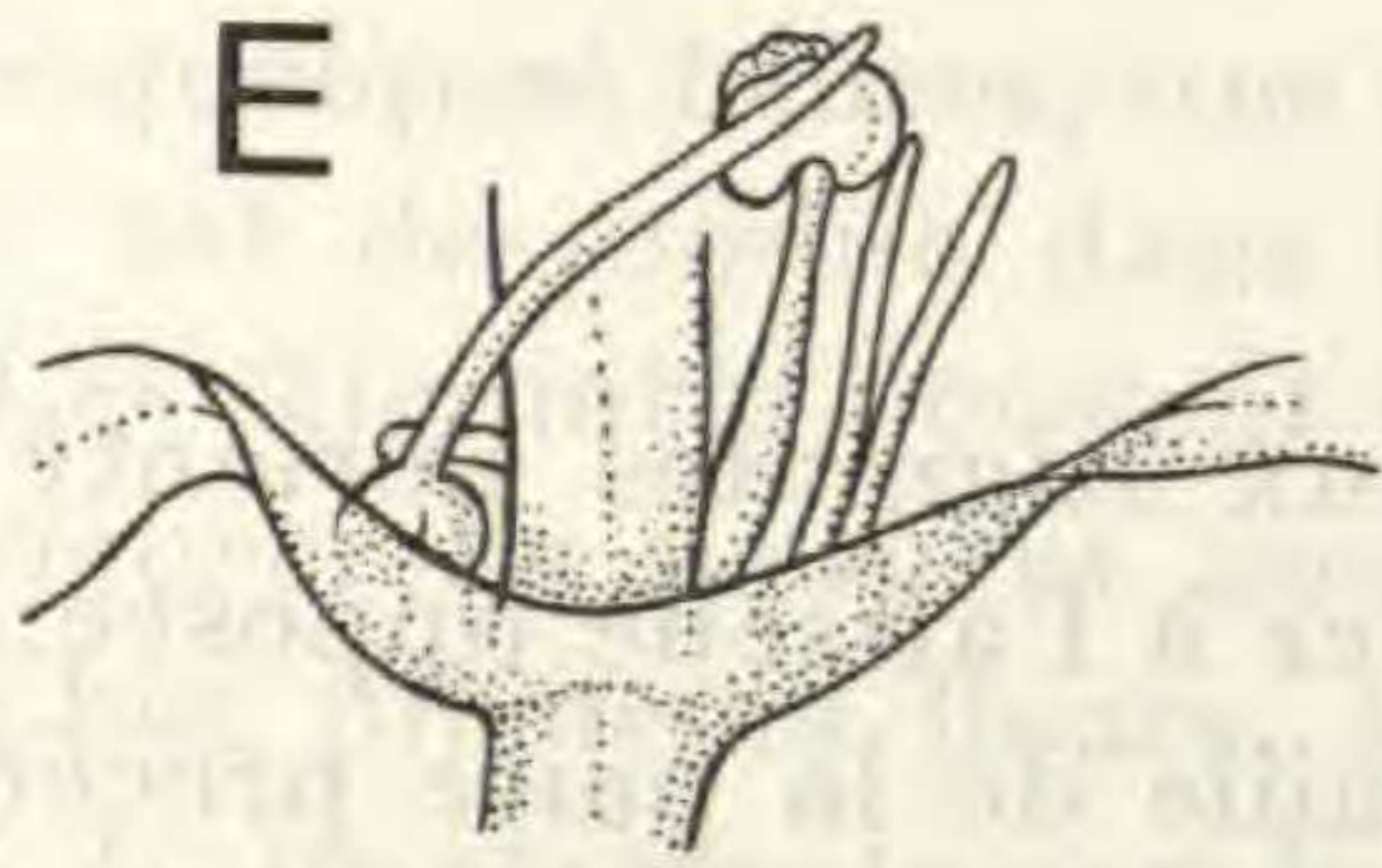
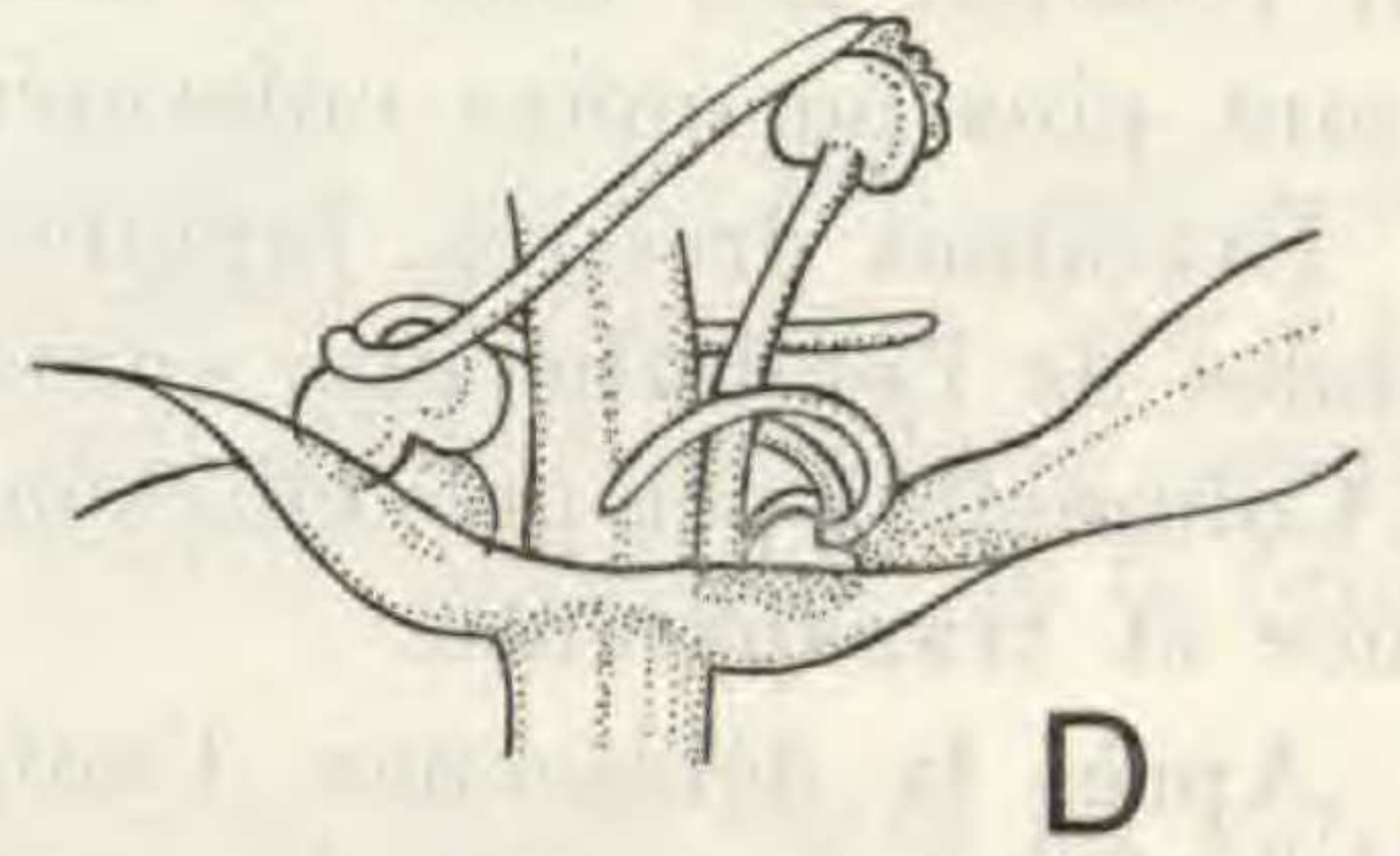
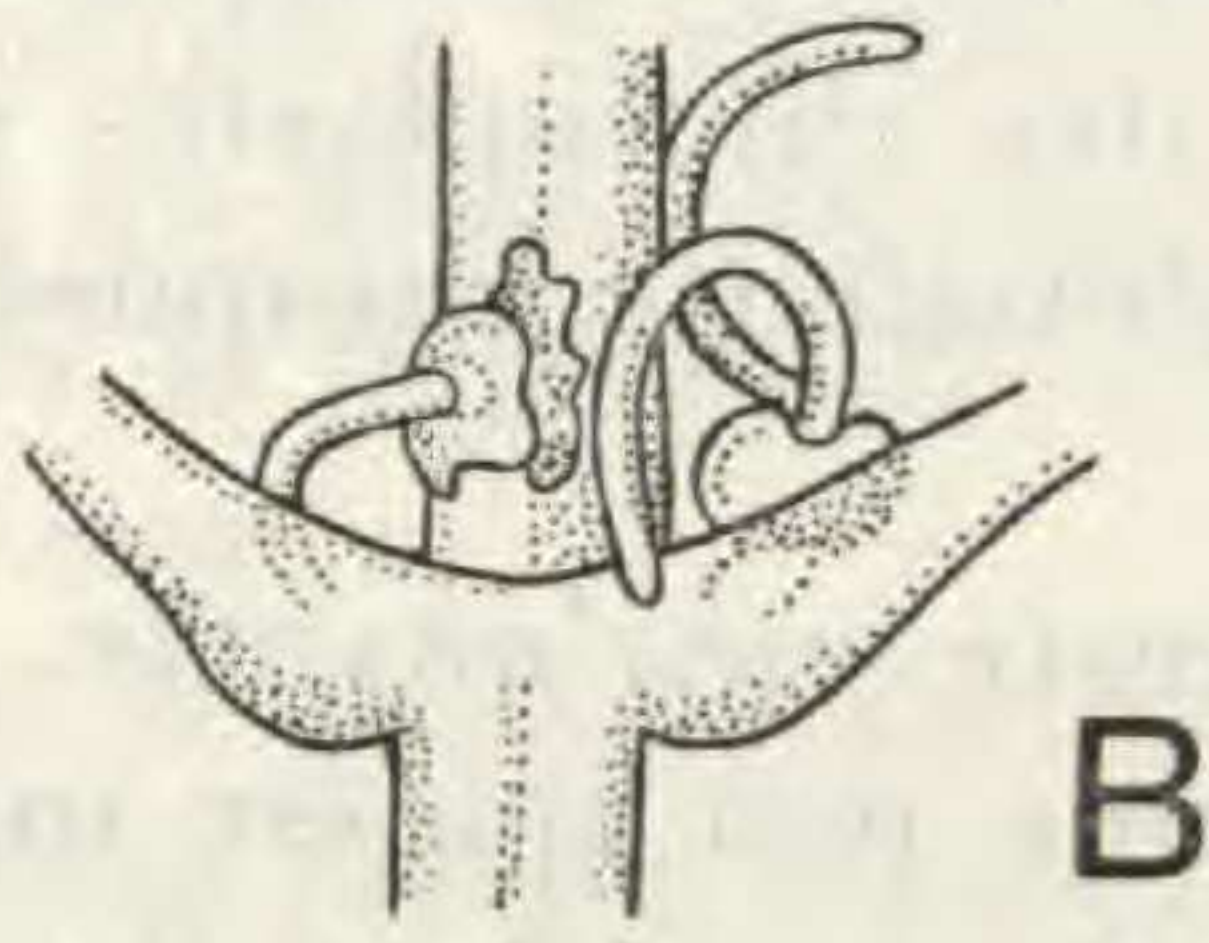
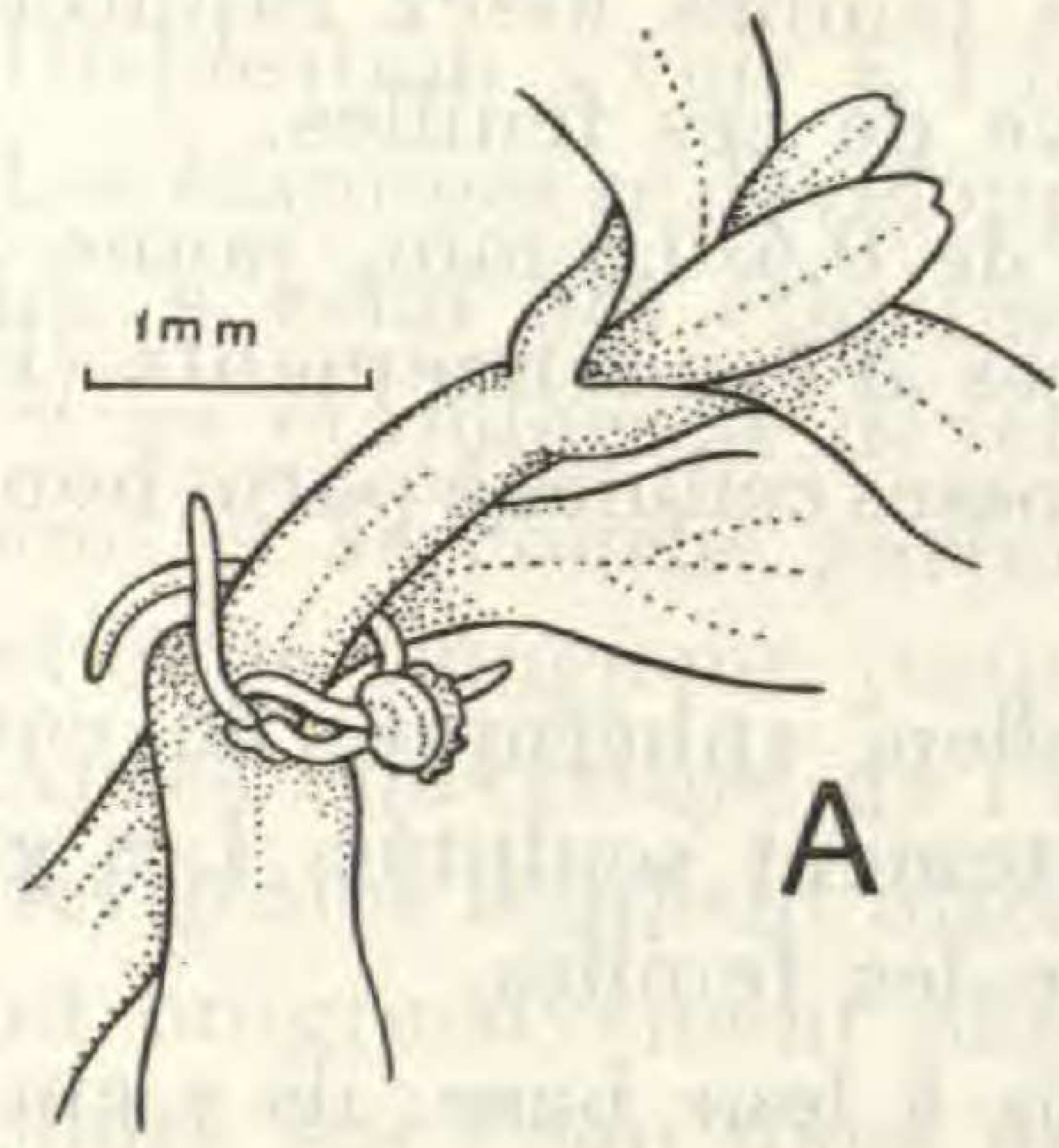
Tiges plus ou moins étalées sur le substratum ou ascendantes. Feuilles sublinéaires, plus larges à la base qu'à l'apex, vert foncé, à peu près transparentes (ressemblant à celles de *C. hermaphroditica*, espèce submergée).

b) *Fleurs*

Fleurs solitaires, sans bractéoles. Leur disposition ne montre pas une régularité stricte : des paires de feuilles à fleurs femelles alternent avec des paires de feuilles à fleurs mâles ou avec une ou deux paires de feuilles à une fleur mâle et une fleur femelle. Sur certaines tiges, on trouve 6 à 7 paires de feuilles superposées à fleurs femelles et sur les paires alter-

Pl. 3. — *Callitriche regis-jubæ* : pollinisation aérienne par contact entre stigmate et anthère. FORME TERRESTRE : **A**, une étamine et une fleur femelle à l'aisselle d'une feuille, une fleur femelle à l'aisselle opposée ; les deux stigmates de chaque fleur femelle embrassent la tige ; l'étamine se courbe vers l'endroit où deux stigmates (un de chaque fleur femelle) se croisent, de sorte que l'anthère les touche ; **B**, dernières fleurs d'une population en voie de dessèchement ; il ne reste qu'une fleur femelle par paire de feuilles ; l'étamine, à l'aisselle opposée, se courbe vers l'un des stigmates. ROSETTES FLOTTANTES, ÉTAMINES DRESSÉES : **C**, pollinisation d'une fleur femelle se trouvant à côté de l'étamine, à l'aisselle d'une même feuille ; le stigmate de droite est en contact avec la masse cohérente de pollen ; **D**, pollinisation de la fleur femelle opposée à l'étamine ; **E**, pollinisation des deux fleurs femelles, appartenant à la même paire de feuilles que l'étamine ; **F**, pollinisation d'une fleur femelle appartenant à la paire de feuilles 2 succédant à celle de l'étamine (1) ; **G**, pollinisation d'une fleur femelle (1b) appartenant à la paire de feuilles qui précède celle de l'étamine (2) ; aucun stigmate n'a touché l'anthère de la fleur 1a. — *C. lusitanica*, différents modes de pollinisation : hyp-hydrophile par contact (H, K, L) ; aérienne par contact (M : fleur 1b) ; aérienne sans contact (M : fleur 1a) : **H**, forme submergée ; stigmates réfléchis en arrière vers le bas, se croisant au-dessus de l'anthère et appliqués contre elle ; **K**, forme submergée ; stigmate de la fleur 3b réfléchi vers le bas, le stigmate de la fleur 1a prend une position à peu près horizontale ; les deux se croisent et reçoivent du pollen de l'anthère (étamine de la feuille 2a) au moment de son ouverture ; **L**, sommet de tige en partie émergée ; feuilles encore à forme et à structure de l'accomodat submergé ; l'anthère de la fleur 1b s'est ouverte dans l'eau retenue entre les feuilles ; la déhiscence de l'anthère 3a, émergée, s'est effectuée dans l'air ; le stigmate de droite de la fleur femelle 2a, appliqué contre l'anthère 1b, se trouve dans l'eau, le stigmate de gauche, émergé, touche l'anthère 3a ; **M**, rosette à feuilles et fleurs aériennes ; stigmates à peu près horizontalement étalés ; le stigmate de gauche de la fleur 1a a été saupoudré par du pollen tombant de l'étamine 2a ; le stigmate de droite n'a pas reçu de pollen ; le stigmate de droite de la fleur 1b touche l'anthère 2a ; avant la déhiscence, l'étamine s'était légèrement tournée vers ce stigmate.

Bractéoles non représentées dans les figures.



nantes 1 ou 2 paires à fleurs femelles, 2 paires à fleurs mâles, 3 paires à 1 fleur mâle et 1 fleur femelle. Les fleurs se développent à l'aisselle des jeunes feuilles assez rapprochées et sont plus ou moins enfermées dans la partie basale concave de ces feuilles.

Étamines dressées, longues de 1-1,5 mm. Anthères larges de 0,4-0,5 mm, jaune pâle. Cellules de l'endothécium contenant des chloroplastes et ornées d'épaississements (Pl. 1, H). Columelle à peu près ellipsoïde ou globuleuse, composée de grosses cellules à paroi bombée, mince et transparente.

Après la déhiscence, l'anthère reste entr'ouverte. Le pollen, sphérique, de couleur jaune pâle, est pourvu d'une membrane peu épaisse mais nettement sculptée. Les grains germent en partie dans l'anthère, mais aussi dans l'eau entre les feuilles.

Les stigmates prennent des positions différentes. Réfléchis à leur base, ils « embrassent », en général, la tige ; ils peuvent rester plus ou moins horizontaux, mais peuvent aussi se diriger vers le haut ou vers le bas.

c) *Pollinisation*

Chez la plupart des fleurs femelles, au moins l'un des deux stigmates s'oriente vers une fleur mâle et touche l'anthère. La fleur mâle peut se trouver à l'aisselle opposée de la fleur femelle (Pl. 1, N ; feuilles 1a et 1b), à l'aisselle d'une feuille de la paire précédente ou de la paire qui succède à celle de la fleur femelle. Si une paire de feuilles à fleurs mâles alterne avec une paire à fleurs femelles, le stigmate de droite de l'une des deux fleurs femelles et le stigmate de gauche de la fleur femelle opposée se croisent au-dessus d'une anthère (Pl. 3, H) ; les deux autres stigmates touchent l'anthère opposée. Un autre cas est représenté à la Pl. 3, K : le stigmate de droite de la fleur femelle 1a et le stigmate de gauche de la fleur 3b sont pollinisés par l'anthère de l'étamine 2a. Cette disposition ressemble à celle constatée sur *C. lenisulca*.

Après la déhiscence, de nombreux grains de pollen adhèrent aux stigmates et des tubes polliniques ont pénétré entre les papilles.

Cependant, on voit aussi des fleurs femelles dont les stigmates ne touchent aucune anthère. Toutefois, sur de tels stigmates nous avons constaté la présence de nombreux grains de pollen. Il nous paraît fort probable qu'une grande partie du pollen, une fois sortie des anthères, reste plus ou moins enfermée entre les parties basales rapprochées des feuilles et atteint ainsi les stigmates.

On peut en conclure que la pollinisation se réalise surtout par contact, mais probablement aussi par des grains de pollen en suspension dans l'eau entre les feuilles, donc par cléistogamie de 2^e ordre (voir p. 117).

2. FORMES À ROSETTES FLOTTANTES OU ÉMERGÉES

a) *Port*

Suite à une baisse du niveau d'eau, les sommets de tiges émergent et peuvent même former des feuilles spatulées, rapprochées en rosette. Ces rosettes peuvent être flottantes ou émergées (voir SCHOTSMAN, 1967a).

b) Fleurs

Disposition : voir § 1.b.

Les étamines se développant dans l'eau retenue entre les feuilles, ont un filet court, comparable à celui des étamines submergées. Endothécium, columelle, déhiscence : voir § 1.b.

Si les étamines se développent au-dessus de l'eau, leur filet devient plus long (jusqu'à 2,5 mm) et se courbe parfois, après la déhiscence, vers la nervure principale de la feuille ou retombe (longueur jusqu'à 4,5 mm).

Après l'ouverture de l'anthere, le pollen, très cohérent, reste encore entre les valves, mais les grains tombent ultérieurement par petits groupes. Après quelques heures, les valves se sont progressivement pliées vers le dehors et l'anthere s'est à peu près vidée. Le pollen, saupoudré sur l'eau dans un verre de montre, flotte vers le bord. En présence de fleurs femelles, les grains flottants germent, après 2 à 3 heures, à quelque distance (100-200 μ m) des stigmates et au contact des stigmates. Les tubes polliniques pénètrent entre les papilles. Après quelques heures, une grande partie du pollen, humectée par l'eau et devenue transparente, est descendue dans l'eau.

Les stigmates peuvent être dressés ou très étalés, en émergeant de l'eau par leur partie supérieure. Ils peuvent aussi rester dans l'eau retenue entre les feuilles.

Chez plusieurs fleurs, les 2 stigmates montrent une direction plus ou moins opposée (Pl. 3, L : un stigmate vers le haut, l'autre à peu près horizontal). La position des stigmates par rapport aux paires de jeunes feuilles au centre de la rosette et par rapport aux fleurs mâles est variée (Pl. 1, M, N). Certaines positions ressemblent à celles signalées chez *C. lenisulca*.

c) Pollinisation

Si les stigmates et les anthères, au moment de la déhiscence, se trouvent dans l'eau entre les feuilles, la pollinisation est comparable à celle de la forme submergée (voir § 1.c). Si l'anthere s'ouvre au-dessus de l'eau, un contact peut s'établir avec un stigmate émergé (Pl. 3, M, stigmate de droite fleur 1b). Le pollen d'une telle anthère peut tomber sur un stigmate proche (Pl. 3, M, stigmate de gauche de la fleur 1a).

Il est aussi possible qu'un stigmate reste dans l'eau tandis que l'autre se dresse et émerge (Pl. 3, L ; fleur femelle 2a). Le stigmate de droite de cette fleur se trouve dans l'eau, touchant l'anthere 1b, ouverte dans l'eau. Le stigmate de gauche émerge et s'applique à l'anthere 3a, ouverte au-dessus de l'eau.

3. RENDEMENT

Pourcentage de méricarpes développés : 85,2 (forme submergée).

DISCUSSION

I. Modes de pollinisation

L'ensemble de nos observations sur les Callitriches montrent qu'on peut distinguer 2 modes principaux de pollinisation :

- sans contact entre stigmates et anthère ;
- par contact entre stigmat(e)s et anthère.

1. Ce premier type existe chez certaines espèces amphibies, notamment : *C. cribrosa*, *C. obtusangula*, *C. platycarpa*, *C. stagnalis* (formes terrestres et formes à rosettes flottantes). Le pollen, toujours libéré dans l'air, est transféré dans l'eau mais flotte aussi sur la surface de l'eau. Des expériences ont mis en évidence que l'ep-hydrophilie s'effectue *in vitro* (voir § VI.4).

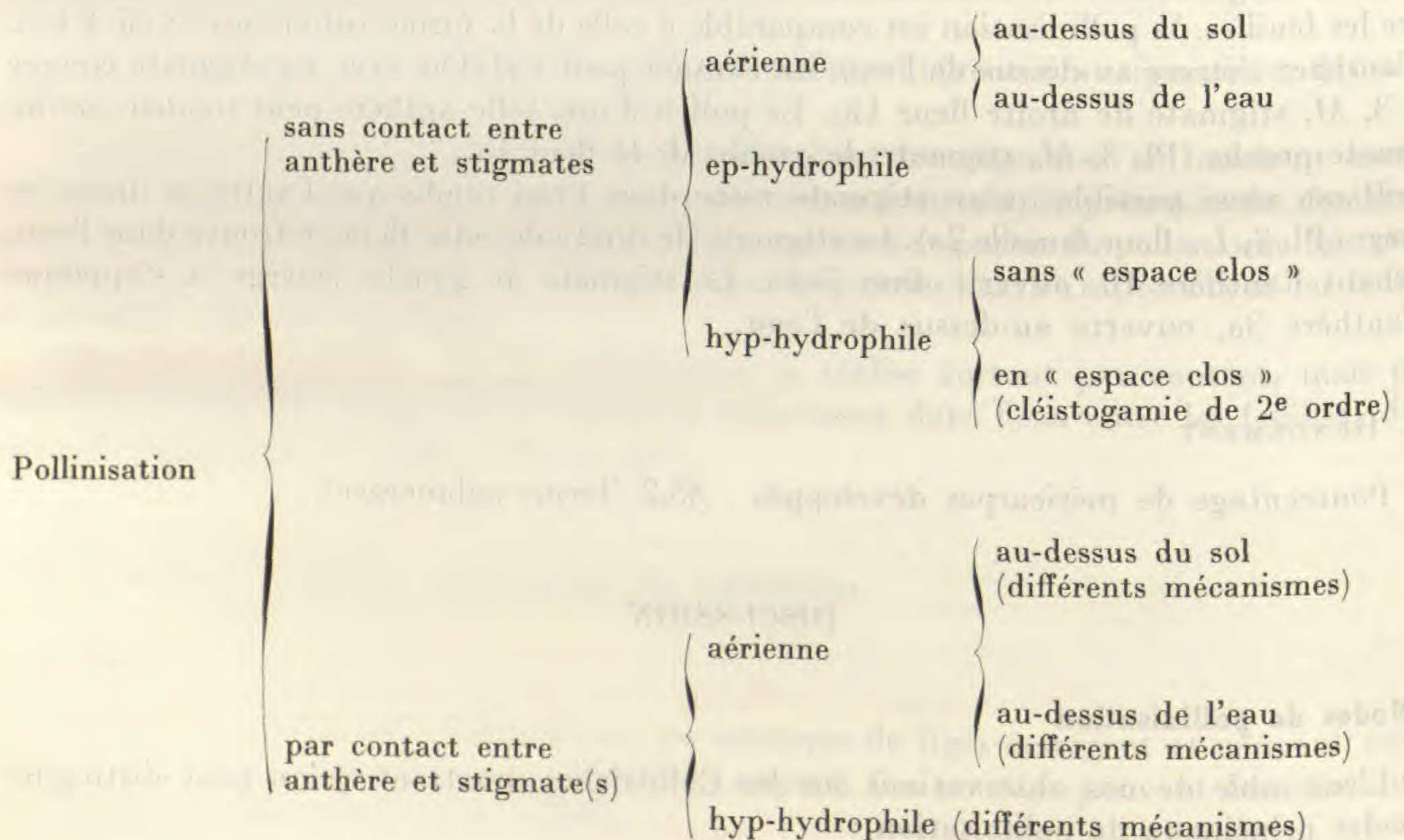
La pollinisation sans contact peut aussi s'effectuer dans l'eau. C'est le cas chez les espèces submergées et parfois chez *C. lusitanica* (forme submergée : cléistogamie de 2^e ordre ; voir p. 117 et § VI.3).

2. Le deuxième mode comprend notamment 2 mécanismes de contact :

— L'étamine se courbe vers un stigmate jusqu'à le toucher ; ce contact peut s'établir dans l'air (*C. regis-jubæ*, forme terrestre), mais aussi dans l'eau (*C. brutia*, *C. hamulata* : toutes les formes ; parfois chez des fleurs temporairement immergées de *C. regis-jubæ*).

— L'étamine est le plus souvent dressée au moment de la déhiscence ; un ou deux stigmates touchent l'anthère. Ces stigmates peuvent avoir différentes positions (voir § III). Le contact s'effectue dans l'air (*C. regis-jubæ* : forme à rosettes ; espèces terrestres : *C. deflexa*, *C. peploides*, *C. sonderi*, *C. terrestris*) ou dans l'eau (*C. lenisulca*, *C. lusitanica*).

SCHÉMATISATION DES DIVERS TYPES DE POLLINISATION



De toute évidence, chez la plupart des espèces il n'existe qu'un seul mode de pollinisation, donc sans contact ou par contact. Cependant, le pollen peut être transféré à différents niveaux (air, à la surface de l'eau : *C. obtusangula*, etc.) ou le mécanisme peut changer si un accommodat se transforme en un autre (*C. regis-jubæ*).

Ce sont notamment *C. deflexa* et d'autres espèces terrestres ainsi que *C. brutia* et *C. hamulata* qui connaissent le système le plus strict : un seul niveau de présentation du pollen, un seul mécanisme de contact¹, sans transfert du pollen.

C. lusitanica et plus rarement *C. lenisulca*, ont la possibilité de changer de mode de pollinisation. Ces espèces sont principalement hyp-hydrogames par contact, mais la pollinisation aérienne sans contact devient possible sur les formes à rosettes. De plus, la pollinisation de *C. lusitanica*, sous son accommodat submergé, pourrait s'effectuer par cléistogamie de 2^e ordre qui est aussi une forme de pollinisation sans contact (voir p. 117 et § VI.3).

II. Disposition des fleurs

Plusieurs espèces possèdent une disposition très régulière et constante ; chez d'autres, la disposition change sous l'influence du milieu ; chez d'autres encore, elle ne montre pas de régularité apparente.

Les cas les plus fréquents sont les suivants :

1. Fleurs mâles et femelles solitaires

— Sans régularité apparente : *C. cribrosa* (voir aussi § II.2), *C. cophocarpa*, *C. obtusangula*, *C. platycarpa*. En général 1 à 2 fleurs mâles pour 1 à 4 fleurs femelles.

— Alternance régulière entre une paire de feuilles à fleurs mâles et une paire de feuilles à fleurs femelles, parfois interrompue par une paire ayant 1 étamine et 1 fleur femelle : *C. lenisulca*. *C. lusitanica* peut avoir la même disposition, mais moins régulière.

— Dans de nombreuses paires de feuilles une fleur mâle à une aisselle, une fleur femelle à l'aisselle opposée : *C. brutia* et *C. hamulata* ; forme terrestre de *C. regis-jubæ*.

— Espèces submergées.

— *C. mathezii*, quasi dioïque.

2. Une fleur mâle et une fleur femelle ensemble

— A chaque aisselle : espèces terrestres (*C. deflexa*, etc...).

— A une aisselle ; à l'aisselle opposée une fleur femelle : *C. regis-jubæ*, forme aquatique à rosettes, forme terrestre.

— Parfois : *C. cribrosa* et *C. stagnalis*.

Une disposition irrégulière, à fleurs solitaires, est indicative d'une pollinisation sans contact entre stigmates et anthère. Toute disposition régulière, à fleurs solitaires ou à deux fleurs de sexe différent par aisselle, est, à quelques exceptions près, indicative d'une pollinisation par contact.

1. Chez *C. brutia*, le mécanisme peut exceptionnellement changer : étamine dressée et stigmate ascendant (p. 126),

III. Modèles des fleurs

Fleurs mâles : Chez la plupart des espèces (pollinisation par contact ou sans contact), l'étamine est dressée au moment de la déhiscence. Seulement chez *C. regis-jubæ* (forme terrestre ; parfois aussi chez des fleurs immergées de la forme à rosettes flottantes), *C. brutia* et *C. hamulata* (sous toutes les formes) existe un autre modèle : le filet se courbe dans la direction d'un stigmate jusqu'à ce que l'anthere le touche.

Fleurs femelles : Celles-ci montrent des modèles plus variés à cause de différences dans l'orientation des stigmates. Le schéma ci-dessous résume quelques-uns des principaux modèles ; ils sont relatifs à l'orientation des stigmates au moment de la pollinisation.

	STIGMATES	ESPÈCES
Les 2 stigmates d'une fleur	dressés — écartés.....	<i>C. cribrosa</i> ft ; fr (peu fréquent)
		<i>C. regis-jubæ</i> fr : parfois fleur à côté de l'étamine
	à partie supérieure couchée sur une feuille.....	<i>C. cribrosa</i> fr
		<i>C. lusitanica</i> fr
	étalés.....	<i>C. regis-jubæ</i> ft ; fr : fleur opposée à l'étamine
		<i>C. brutia</i> : toutes les formes
	embrassant la tige.....	<i>C. lusitanica</i> fr
		<i>C. regis-jubæ</i> fr : fleur opposée à l'étamine
étalés-courbés, souvent l'un sur une feuille, l'autre sous la feuille oppo- sée.....	<i>C. lenisulca</i> fs	
	<i>C. lusitanica</i> fs et fr	
l'un des deux ascendant.....		
en direction opposée : l'un vers le bas, l'autre vers le haut.....		
directions diverses		

Des stigmates embrassant la tige et l'étamine courbée vers un stigmate indiquent toujours une pollinisation par contact. Ces dispositions existent dans l'eau (*C. brutia* ; *C. hamulata*, une espèce voisine) et aussi dans l'air (*C. regis-jubæ* : forme terrestre).

Chez des espèces amphibies à fleurs solitaires, l'étamine dressée et des stigmates dressés-écartés sont indicatifs d'une pollinisation sans contact. En revanche, si une telle étamine et une fleur femelle à stigmates dressés se trouvent ensemble à une aisselle de feuille, la pollinisation s'effectue généralement par contact ; c'est notamment le cas chez *C. regis-jubæ* (forme à rosettes) : la fleur femelle à côté d'une étamine peut avoir des stigmates dressés qui entrent en contact avec l'anthere.

Notons aussi qu'une situation comparable existe chez plusieurs espèces terrestres : l'anthere ouverte de l'étamine dressée touche les deux stigmates dressés et légèrement courbés en arrière de la fleur femelle située à la même aisselle que l'étamine (*C. deflexa*, *C. sonderi*, etc. ; voir aussi SCHOTSMAN, 1961a ; 1967a).

Un changement de milieu dans lequel se développent les fleurs (air \rightleftharpoons eau) influence, chez certaines espèces, les modèles des fleurs (notamment *C. regis-jubæ* et *C. lenisulca*).

Chez les espèces hyp-hydrophiles à pollinisation par contact (*C. brutia*, *C. hamulata*), les modèles ne se modifient pas ; les fleurs restent, en fait, dans le même milieu : même sur la forme terrestre, les fleurs se développent et fonctionnent seulement si elles se trouvent dans une gouttelette d'eau (pluie ou rosée).

Les modèles de fleurs de certaines espèces amphibies à pollinisation sans contact (*C. obtusangula*, *C. platycarpa*) ne subissent pas de modifications lorsque la forme à rosettes se change en forme terrestre (ou vice versa). Cependant, dans le dernier cas, les fleurs se trouvent dans l'air, tandis que, sur la forme à rosettes, la partie inférieure de l'étamine et celle des stigmates sont immergées. En revanche, *C. cribrosa* et *C. stagnalis*, appartenant au point de vue biologie florale à ce groupe, montrent une petite différence entre l'orientation des stigmates sur la forme terrestre et celle de la forme à rosettes flottantes.

Attirons, pour terminer, l'attention sur les fleurs femelles de quelques espèces à pollinisation par contact. Chez *C. regis-jubæ* (forme terrestre, fleurs immergées), *C. brutia* et *C. hamulata* (toutes les formes), il n'y a qu'un seul stigmate qui reçoit du pollen, conséquence du fait que l'étamine courbante peut seulement atteindre l'un des deux stigmates.

Un problème se pose chez *C. lenisulca* : si le deuxième stigmate est pollinisé après le premier, par une fleur mâle plus jeune, les ovules ne sont-ils pas déjà fécondés par le pollen qui adhère au premier stigmate ? Dans ce cas, la pollinisation du deuxième serait superflue. Ou pourrait-elle parfois servir comme « réserve » ? Toujours est-il que *C. lenisulca* possède le pourcentage le plus élevé de fruits à 4 méricarpes (81,6 ; voir Tableau II, p. 148).

IV. Anthères pendant et après la déhiscence

Très peu d'auteurs se sont penchés sur l'anatomie de l'anthère et sur le mécanisme de la déhiscence.

HEGELMAIER (1864), en étudiant le développement de l'anthère, a signalé l'absence ou la présence d'épaississements dans l'endothécium chez quelques espèces ; il pense, cependant, que la déhiscence des deux types d'anthères s'effectue de la même façon. HEGELMAIER est probablement le premier auteur qui ait attiré l'attention sur le fait que le filet se termine à l'intérieur de l'anthère (« columelle », voir p. 116). De plus, il a vu des différences entre les columelles de quelques espèces ; d'après ses observations celle de *C. truncata* Guss. (espèce submergée) montre une autre forme que celle qui existe chez certaines espèces à pollinisation aérienne, mais il ne donne pas de précisions.

CLAVAUD a aussi examiné l'anthère de *C. truncata* ; il a dessiné l'anthère ouverte et sa columelle (voir SCHOTSMAN, 1971b).

1. ENDOTHÉCIUM

Les anthères de *C. cribrosa*, ainsi que celles d'autres espèces amphibies à pollinisation aérienne, s'ouvrent dans l'air et possèdent un endothécium à épaississements très apparents. Cependant, de telles bandes épaissies ne sont pas indicatives d'une déhiscence exclu-

sivement aérienne : elles existent aussi chez des anthères submergées de *C. lenisulca* et de *C. lusitanica*, espèces dont le cycle reproductif peut se dérouler complètement sous la surface de l'eau. Des épaisissements bien développés indiquent seulement que la déhiscence est possible dans l'air ; c'est le cas chez *C. lenisulca* et *C. lusitanica*.

L'endothécium de *C. brutia* et *C. hamulata*, deux espèces hyp-hydrogames sous toutes leurs formes, possèdent aussi des cellules à épaisissements. Toutefois, une réduction se manifeste : les bandes se développent faiblement et manquent parfois dans quelques cellules. Ces anthères ne peuvent pas s'ouvrir dans l'air.

Nous avons constaté une absence totale de ces épaisissements chez des espèces submergées : *C. hermaphroditica*, *C. truncata*, *C. pulchra* et *C. fassettii*. Chez ces espèces, les cellules de l'endothécium, petites, montrent des parois minces.

2. COMPORTEMENT DES VALVES

Nos observations ont montré qu'il y a une différence importante entre les espèces à pollinisation aérienne sans contact (*C. cribrosa*, *C. obtusangula*, *C. platycarpa* : obs. personnelles inédites) et à pollinisation aérienne par contact, notamment *C. regis-jubæ*.

Chez les espèces du premier groupe, le mouvement de repliement des valves est assez rapide et fait tomber le pollen pulvérulent ; les anthères se vident complètement.

En revanche, chez *C. regis-jubæ*, l'anthère s'entr'ouvre et une grande partie du pollen, cohérent, reste entre les valves. Celles-ci ne se replient qu'après quelques heures et souvent du pollen y adhère encore. Au moment de la déhiscence, nous avons parfois constaté un mouvement rapide d'écartement des valves, suivi par un mouvement de rapprochement.

C. lenisulca et *C. lusitanica* présentent un cas spécial. Si ces espèces forment des rosettes flottantes (*C. lenisulca*) ou plus ou moins émergées (*C. lusitanica*), certaines étamines peuvent, parfois, partiellement émerger de l'eau. Dans ce cas, les anthères s'entr'ouvrent dans l'air et le comportement de leurs valves est comparable à celui des valves chez *C. regis-jubæ*.

Chez les anthères qui s'ouvrent dans l'eau, les valves restent rapprochées et ne se replient pas (*C. lenisulca* et *C. lusitanica* : formes submergées et formes à rosettes ; *C. brutia* et *C. hamulata* : toutes les formes ; *C. hermaphroditica* et d'autres espèces submergées).

3. COLUMELLE

Une différence considérable existe entre la structure de la columelle chez les espèces à pollinisation sans contact (aérienne et ep-hydrophile : *C. cribrosa*, *C. obtusangula*, *C. platycarpa*) et les espèces à pollinisation par contact (aérienne : *C. regis-jubæ* ; hyp-hydrophile : *C. brutia*, *C. hamulata* ; principalement hyp-hydrophile : *C. lenisulca*, *C. lusitanica*).

Chez les espèces du premier groupe, les cellules de la columelle, au moment de la déhiscence, sont peu apparentes à cause des restes cellulaires qui les couvrent. Après la déhiscence, la columelle, exposée à l'air, se dessèche rapidement.

En revanche, *C. regis-jubæ*, *C. lenisulca* et *C. lusitanica* possèdent une columelle à peu près subsphérique, non ou partiellement couverte d'un étroit et très léger lambeau de restes cellulaires. Les cellules de la columelle, bien visibles, sont volumineuses et bombées, à membrane mince. Chez des anthères ouvertes dans l'air, la columelle reste pendant un certain temps couverte de pollen et plus ou moins enfermée entre les valves rapprochées ; elle ne se dessèche qu'après quelques heures, lorsque les valves se replient.

La columelle de *C. brutia* (et aussi celle de *C. hamulata*) est également composée de cellules de grande taille mais se prolonge vers le sommet de l'anthère en une paroi mince qui se déchire lors de la déhiscence.

La structure remarquable de la columelle à grosses cellules apparentes paraît donc indépendante du milieu dans lequel la déhiscence a lieu (eau ou air), mais il existe, de toute évidence, un rapport entre ce type de columelle et la pollinisation par contact.

Il nous paraît fort probable que la columelle ait certaines fonctions dans l'anthère, mais à ce sujet on reste encore dans la phase hypothétique.

4. MÉCANISME DE LA DÉHISCENCE

Nous avons vu que, chez les espèces à pollinisation aérienne, les bandes d'épaississement sont bien développées. La déhiscence s'effectue ici de la façon normale, connue chez la plupart des Angiospermes terrestres, c'est-à-dire par suite de dessèchement de cellules de l'endothécium.

Chez les Callitriches à pollinisation hydrophile, cependant, ce mécanisme ne peut fonctionner, même si ces bandes lignifiées sont présentes, comme c'est le cas chez *C. lenisulca* et *C. lusitanica* ; la déhiscence doit donc s'accomplir d'une autre façon.

Nous touchons ici à un problème non encore résolu : comment les anthères submergées, avec ou sans épaississements, s'ouvrent-elles ?

HEGELMAIER (1864) suppose que la déhiscence des deux types d'anthères s'effectue de la même manière. Quelques botanistes, en étudiant d'autres Angiospermes à pollinisation hydrophile, ont — eux aussi — essayé de répondre à cette question.

Certains auteurs (JÖNSSON, 1883-1884 ; STRASSBURGER, 1902) pensent que la pression de la masse du pollen sur la ligne de déhiscence provoque la séparation des valves. D'autres (BALFOUR, 1879 ; SCHENCK, 1885) supposent que le gonflement d'une substance mucilagineuse peut causer l'ouverture. STAEDTLER (1923) discute ces hypothèses et conclut que, dans les anthères des plantes submergées, ce seront généralement des phénomènes de turgescence qui conduisent à la déhiscence. ERNST-SCHWARZENBACH (1956), dans ses études approfondies sur les Hydrocharitacées, suppose que, dans les anthères sans épaississements, l'ouverture serait le résultat des changements de turgescence dans les cellules de la paroi. Nous ignorons pour le moment, le mécanisme de la déhiscence dans l'eau. Cependant, on pourrait faire quelques suggestions.

Il ne nous paraît pas impossible que, chez les Callitriches à pollinisation hyp-hydrophile, des changements de turgescence dans les cellules de la columelle puissent provoquer l'ouverture de l'anthère.

Ces changements de turgescence jouent peut-être un rôle chez *C. regis-jubæ*. L'anthère de cette Callitriche, après sa déhiscence dans l'air, reste entr'ouverte. C'est seulement

après quelques heures que les valves se replient. Il faut donc qu'un mécanisme retienne les valves en position assez rapprochée pendant ces heures. Or ces valves sont attachées à la partie inférieure de la columelle et il nous semble possible que la turgescence des cellules de cette partie puisse agir sur le comportement des valves. On peut se demander aussi si elle n'est pas à l'origine des rapides mouvements d'écartement et de rapprochement des valves après la déhiscence, mouvements constatés parfois chez *C. regis-jubæ* et *C. lenisulca* (anthère aérienne).

V. Taille des anthères et rapport pollen-ovule

Plusieurs espèces à pollinisation sans contact montrent des anthères très volumineuses, contenant une abondance de pollen.

En revanche, les espèces à pollinisation par contact, possèdent des anthères de plus petite taille et le nombre de grains de pollen par anthère est sensiblement réduit. La plus importante réduction se manifeste chez certaines espèces terrestres.

Pour cette raison, à titre de comparaison, nous avons ajouté, dans le Tableau I ci-dessous, les données relatives à *C. sonderi*, espèce terrestre de provenance australienne (obs. personnelles sur matériel d'herbier ; inédites). Ce tableau montre, pour 2 espèces à pollinisation sans contact et 3 espèces à pollinisation par contact : la taille moyenne de l'anthère ; le nombre de grains par anthère ; le nombre de fleurs femelles pollinisées par anthère (voir explication pour *C. lenisulca* ci-dessous) ; le rapport pollen/ovule (chaque pistil possède 4 ovules).

TABLEAU I : Ces résultats mettent en évidence la grande différence entre la valeur pollen/ovule chez les espèces à pollinisation par contact et celles à pollinisation sans contact.

	POLLINISATION SANS CONTACT			POLLINISATION PAR CONTACT	
	<i>C. cribrosa</i> fr	<i>C. obtusangula</i> fr	<i>C. regis-jubæ</i> ft	<i>C. lenisulca</i> fs	<i>C. sonderi</i> esp. t.
Diam. de l'anthère (en mm)	0,9-1,2	1,0-1,2	0,35	0,35	0,15
Nombre de grains par anthère	7 000-8 000	4 000-5 000	500	400	100
Rapport fleurs ♀/fleur ♂	2/1 1/1	2/1 1/1	2/1 1/1	1/1	1/1
Rapport pollen/ovule	875-1 000 1 750-2 000	500- 625 1 000-1 250	63 125	100	25

Le nombre de fleurs fécondées dépend, chez les espèces à pollinisation par contact, de la disposition des fleurs mâles et femelles :

C. regis-jubæ, forme terrestre : 1 fleur mâle féconde 1 ou 2 fleurs femelles.

C. sonderi, espèce terrestre : 1 fleur mâle féconde 1 fleur femelle.

C. lenisulca, forme submergée : chaque fleur femelle reçoit, en général, par l'un de ses stigmates une partie du pollen d'une anthère, par l'autre stigmate une partie du pollen d'une autre anthère. Ces 2 anthères sont d'âge différent ; chacune féconde par son pollen aussi un stigmate d'une deuxième fleur femelle. On pourrait donc estimer qu'une fleur femelle reçoit par un stigmate la moitié du contenu d'une anthère et par l'autre stigmate la moitié du contenu d'une autre anthère. La quantité totale est équivalente au contenu d'une seule anthère. Pour cette raison, le rapport fleur ♀/fleur ♂ a été indiqué, dans le tableau, par 1/1.

Chez *C. cribrosa* et *C. obtusangula*, espèces sans contact, on ignore le nombre exact des fleurs femelles qui reçoivent le pollen tombant d'une anthère. Le plus souvent ce nombre ne dépassera pas 2 fleurs appartenant à la même rosette. Cependant, du pollen flottant pourrait aussi atteindre des stigmates. D'autre part, on trouve des stigmates sans pollen. En raison du rendement assez faible de certaines Callitriches sans contact par rapport à celui des espèces à pollinisation par contact, il paraît évident que plusieurs fleurs femelles ne reçoivent pas de pollen.

Notons ici que le nombre élevé de méricarpes non développés n'est pas dû à un pouvoir germinatif faible du pollen, ni à une croissance réduite des tubes polliniques (obs. au microscope à fluorescence).

Dans le tableau, nous avons compté pour ces deux dernières espèces, 1 à 2 fleurs femelles pour 1 fleur mâle.

VI. Pollen

1. QUELQUES CARACTÈRES

— Pollen pulvérulent, à exine sculptée, jaune, pouvant flotter sur l'eau sans se mouiller (espèces amphibies à pollinisation aérienne sans contact : *C. cribrosa*, *C. obtusangula*, etc.).

— Pollen cohérent, restant un certain temps dans l'anthère entr'ouverte, blanchâtre, à exine ornée ; se mouille difficilement (*C. regis-jubæ*, espèce amphibie à pollinisation par contact, en général aérienne).

— Pollen cohérent, blanchâtre, à exine ornée ; se mouille immédiatement si la déhiscence s'effectue à la surface de l'eau (*C. lenisulca*, forme à rosettes ; pollinisation principalement par contact). *C. lusitanica* possède aussi du pollen blanchâtre, à exine ornée. Le pollen de *C. lenisulca* et de *C. lusitanica*, libéré par une anthère émergée, peut flotter quelque temps sur l'eau sans être mouillé.

— Pollen à enveloppe mince, incolore, sans ornements visibles au microscope (exine extrêmement réduite ou absente : *C. brutia* et *C. hamulata*, espèces amphibies hyp-hydrogames à pollinisation par contact). Les espèces submergées (*C. hermaphroditica*, etc...) possèdent, en apparence, le même type de pollen.

2. PRÉSENTATION

La présentation du pollen peut avoir lieu :

— uniquement dans l'air (espèces amphibies à pollinisation aérienne sans contact :

C. cribrosa, *C. obtusangula*, etc. ; espèces terrestres ; probablement *C. regis-jubæ* : nous ne savons pas si l'anthère peut s'ouvrir dans l'eau) ;

— uniquement dans l'eau (espèces submergées, notamment *C. hermaphroditica* ; espèces amphibies hyp-hydrogames à pollinisation par contact : *C. brutia*, *C. hamulata*) ;

— à différents niveaux (*C. lenisulca*, *C. lusitanica*).

3. TRANSPORT

Le transfert du pollen aux stigmates s'effectue dans l'air, dans l'eau, ou à la surface de l'eau.

Le transport est pratiquement nul chez toutes les espèces à pollinisation par contact entre anthère et stigmates ; des mouvements des grains de pollen dans l'anthère, constatés lors de la présentation dans l'air chez *C. lenisulca* et *C. regis-jubæ*, provoquent de petits déplacements, une sorte de « mini-transport » qui peut faciliter le captage du pollen sur le stigmate.

Le transport dans l'air du pollen tombant s'effectue sur de très courtes distances : au max. 3 à 4 mm (chez *C. cribrosa*, forme à rosettes).

PROCTOR & YEO (1975) considèrent les Callitriches amphibies et terrestres comme des anémophiles. Or, c'est seulement chez les espèces amphibies à pollinisation aérienne sans contact que le vent, dans des localités très exposées, pourrait jouer un rôle, mais cette action nous paraît exceptionnelle. Ces espèces fructifient aussi dans des endroits très abrités et dans nos cultures, mais nous ne savons pas si le nombre de méricarpes réussis est inférieur à celui des habitats exposés au vent. Il faudrait donc comparer les rendements des individus provenant de divers habitats avec ceux des plantes vivant dans des cultures.

Les espèces terrestres, souvent minuscules et gazonnantes, possèdent une disposition de fleurs qui met en évidence la pollinisation par contact ; elle exclut, pour cette raison, l'influence du vent (*C. deflexa*, matériel vivant : SCHOTSMAN, 1961a ; autres espèces : études inédites).

ARBER (1920 ; 1963) et SCULTHORPE (1967) mentionnent aussi des insectes parmi les vecteurs. Il y a, en effet, parfois des pucerons sur des rosettes ou de petites larves qui mangent une partie des feuilles. Cependant, jusqu'à ce jour, nous n'avons jamais vu du pollen adhérent à leur corps ; nous ne les considérons donc pas comme pollinisateurs.

Le transport à la surface de l'eau est, le plus souvent, limité aux interstices entre les feuilles et au mince film d'eau couvrant une partie des feuilles au centre des rosettes.

Un transfert du pollen plus ou moins en « espace clos » entre les feuilles (cléistogamie de 2^e ordre) joue probablement un rôle dans la pollinisation de *C. lusitanica*. Ce mode de transport à petite échelle paraît le plus important chez l'espèce submergée *C. hermaphroditica*. Sept à huit paires de feuilles imbriquées entourent ici des fleurs mâles et femelles. Les grains de pollen, libérés et transportés dans l'eau entre les feuilles, doivent adhérer facilement aux longs stigmates pendants. Le haut rendement de cette espèce, constaté aussi par CLAPHAM (1962), plaide pour ce point de vue. Malheureusement, les détails de cette pollinisation échappent à nos observations.

4. GERMINATION

Le pollen peut germer notamment :

- sur les stigmates dans l'air (*C. cribrosa*, *C. obtusangula*, *C. platycarpa*, *C. regis-jubæ* ; espèces terrestres) ;
- à la surface de l'eau (pollen flottant de *C. cribrosa*, *C. obtusangula*, *C. platycarpa*, *C. lenisulca*, *C. lusitanica*) ;
- dans l'anthere entr'ouverte dans l'eau (formation de « brosses » de tubes polliniques : *C. brutia* et *C. hamulata* ; *C. lenisulca* ; *C. regis-jubæ*, fleurs immergées ; *C. lusitanica*, mais « brosses » peu développées ou absentes) ;
- sur les stigmates dans l'eau (*C. lusitanica* ; probablement *C. hermaphroditica*).

Quelques points sont ici à relever :

Des observations effectuées *in vitro* sur des fleurs femelles flottantes de *C. obtusangula*, *C. platycarpa*, *C. lenisulca*, *C. lusitanica* et *C. cribrosa* ont montré que les grains de pollen flottants germent non seulement au contact des stigmates, mais aussi à quelque distance (jusqu'à 200 μm environ). Le tube se dirige vers le stigmate et y pénètre. Au microscope à fluorescence, nous avons pu constater, notamment chez les deux premières espèces, que plusieurs tubes polliniques sont effectivement entrés dans les stigmates ; nous avons pu suivre leurs traces (callose) sur toute la longueur du stigmate et parfois jusqu'aux ovules. Le comportement de ces tubes polliniques est tout à fait semblable à celui observé sur des stigmates pollinisés dans l'air (matériel récolté dans la nature ; stigmates pollinisés dans nos cultures). Ces essais donnent l'indication importante que, hormis la pollinisation aérienne, l'ep-hydrophilie est probable dans la nature chez toutes les espèces amphibies à pollinisation aérienne sans contact.

La germination à courte distance du stigmate existe, en fait, aussi chez les espèces à pollinisation hyp-hydrophile par contact et chez les fleurs immergées de *C. regis-jubæ*. Le pollen germe dans l'anthere et la plupart des grains ne touchent pas le stigmate ; ce sont les tubes polliniques « en brosse » qui relient les grains et le stigmate (Pl. 2, F). On peut se demander si les stigmates diffusent une substance dans l'eau qui les entoure, stimulant ainsi la germination.

5. REPRÉSENTATION SCHÉMATIQUE

Le schéma ci-dessous résume les principaux résultats sur la présentation, le transport et la germination du pollen chez les cinq espèces espagnoles.

POLLINISATION PAR CONTACT

Niveau de présentation	Espèces	Transport	Germination
Air	<i>C. regis-jubæ</i> ft		Sur stigmate
Au-dessus de la surface de l'eau	<i>C. regis-jubæ</i> fr	(en mouvement dans l'anthere)	Sur stigmate
	<i>C. lenisulca</i> fr (rare)	(en mouvement dans l'anthere)	Sur stigmate
	<i>C. lusitanica</i> fr		Sur stigmate
A la surface de l'eau	<i>C. lenisulca</i> fr		Dans l'anthere tout de suite remplie d'eau ; « brosse »
Dans l'eau	<i>C. lenisulca</i> fs		Dans l'anthere « brosse »
	<i>C. lusitanica</i> fr (eau entre feuilles)		Sur stigmate
	<i>C. lusitanica</i> fs		Sur stigmate ; parfois dans l'anthere
	<i>C. brutia</i> (toutes formes)		Dans l'anthere ; « brosse »
	<i>C. regis-jubæ</i> (fleurs immergées)		Dans l'anthere ; « brosse »

POLLINISATION SANS CONTACT

Niveau de présentation	Espèces	Transport	Germination
Air	<i>C. cribrosa</i> ft	Air	Sur stigmate
Au-dessus de la surface de l'eau	<i>C. cribrosa</i> fr	Air	Sur stigmate
	<i>C. lenisulca</i> fr		Proche du stigmate ou au contact (<i>in vitro</i>)
	<i>C. lusitanica</i> fr		
Dans l'eau	<i>C. lusitanica</i> fs	Probable en « espace clos » entre les feuilles : cléistogamie de 2 ^e ordre	Sur stigmate, entre les feuilles

VII. Géitonogamie et pollinisation croisée

Chez les espèces à pollinisation aérienne sans contact, le pollen, abondant et pulvérent, tombera le plus souvent sur les stigmates appartenant à la même plante (formes terrestres et à rosettes) ; la géitonogamie sera donc fréquente.

Toutefois, dans des populations denses, à rosettes serrées, le pollen — tombant ou flottant — pourrait toucher des stigmates d'un autre individu. La pollinisation croisée serait donc possible. Les deux cas suivants la mettent en évidence.

— *Hybride intraspécifique* : chez *C. stagnalis*, une espèce à pollinisation aérienne sans contact, existent des plantes à 1 paire de chromosomes satellifères ; chez d'autres exemplaires, cette paire ne porte pas de satellites. Dans une localité où ces petites populations étaient entremêlées, nous avons trouvé des exemplaires dont la paire de chromosomes en question possédait 1 élément sans satellite et 1 élément satellifère. De toute évidence, des croisements avaient eu lieu.

— *Hybride interspécifique* : des plantes stériles ayant $2n = 15$ chromosomes ont été trouvées au Danemark (JÖRGENSEN, 1923 ; SAVIDGE, 1959), ainsi qu'en Suisse et en France (SCHOTSMAN, 1961*b*, 1967*a* ; SCHOTSMAN & HALDIMANN, 1981). Elles sont fort probablement issues d'un croisement entre *C. cophocarpa* à $2n = 10$ et *C. platycarpa* à $2n = 20$ (SAVIDGE, *l.c.* ; SCHOTSMAN, *l.c.* ; SCHOTSMAN & HALDIMANN, *l.c.*).

Notons que c'est le seul hybride interspécifique actuellement connu parmi les Callitriches répandues en Europe et en Afrique du Nord. Une telle hybridation, même entre des espèces à pollinisation sans contact, reste donc tout à fait exceptionnelle.

Chez toutes les espèces à pollinisation par contact entre stigmate et anthère, le fait même de ce contact, empêchera les croisements entre les individus d'une même population, ainsi que l'hybridation intra- et interspécifiques. Nous laissons ici de côté plusieurs autres mécanismes d'isolement qui opèrent entre différentes espèces.

Entre les individus d'une même population d'hyp-hydrophiles par contact, notamment lorsque les tiges sont très serrées, il serait possible que des grains de pollen détachés de l'anthère et germés ou non, atteignent des fleurs femelles d'un autre individu. Mais pour féconder ces fleurs, il faudrait encore que ces grains adhèrent à un stigmate réceptif avant que la géitonogamie n'ait eu lieu et que leurs tubes polliniques, éventuellement en cours de développement, ne soient déjà pas trop longs. Une telle fécondation est donc peu probable. D'autre part, une population se composera d'un seul biotype, donc d'individus fort probablement identiques au point de vue génétique ; une pollinisation croisée éventuelle entre ces individus donnera, en fait, le même résultat que la géitonogamie.

Le manque de recombinaison de gènes entre les individus d'une même population a un effet désavantageux (« cul de sac » de l'évolution : TAKHTAJAN, 1959). Cependant, dans les habitats à conditions très spéciales où vivent la plupart des Callitriches à pollinisation par contact, — mares et suintements d'eau temporaires, petites vasques rocheuses —, la survie de l'espèce dépend d'une adaptation optimale de tous les individus à leur habitat.

La géitonogamie (autogamie de 2^e ordre) apporte ici certains avantages :

- Un seul individu suffit pour l'installation d'une population (pionnier).
- Rétablissement rapide d'une population ; même un seul méricarpe peut, après une réduction extrême d'une population, fonder un nouveau groupe d'individus, aussi bien adaptés à leur milieu que les précédents.
- Pollinisation assurée.
- Transport du pollen nul, donc indépendant d'un vecteur ; pratiquement pas de perte.
- Économie du pollen : le nombre de grains peut être réduit. De plus, chez *C. lenisulca* et *C. regis-jubæ* (forme à rosettes), une seule anthère peut féconder 2 fleurs femelles.

— Fructification abondante avec haut rendement des fruits bien développés ; donc utilisation maximale du potentiel reproductif.

Notons, pour terminer, que la géitonogamie est, au point de vue génétique, évidemment équivalente à l'autogamie. Ainsi s'explique le fait que chaque population peut être très homogène en ce qui concerne des caractères morphologiques et anatomiques des individus qui la composent. En revanche, des populations locales d'une espèce sont souvent très dissemblables les unes des autres.

VIII. Rapport entre méricarpes développés et mode de pollinisation

Le Tableau II montre le rapport entre le mode de pollinisation et le nombre des méricarpes bien développés pour les 5 espèces traitées dans cet article ainsi que — à titre de comparaison — pour 2 autres espèces : *C. stagnalis* et *C. hamulata*. Chaque espèce est représentée par un seul accommodat.

TABLEAU II.

	POLLINISATION PAR CONTACT						POLLINISATION SANS CONTACT	
	Étamine courbée vers stigmate			Stigmate courbé vers anthère			Aérienne et probablement ep-hydrophile	
	dans l'eau		dans l'air	dans l'eau				
	<i>C. hamulata</i> fr	<i>C. brutia</i> fr	<i>C. regis-jubæ</i> ft	<i>C. lenisulca</i> fs	<i>C. lusitanica</i> fs	<i>C. cribrosa</i> fr	<i>C. stagnalis</i> fr	
Nombre de fruits réussis et non réussis	153	138	143	147	137	132	356	
Nombre potentiel de méricarpes	612	552	572	588	548	528	1 424	
Nombre de méricarpes réussis	565	497	523	519	467	367	911	
Pourcentage de méricarpes réussis	94,0	90,0	91,4	86,5	85,2	69,5	63,2	
Pourcentage de fruits à								
0	0	0	0,8	3,4	4,4	15,2	10,6	
1	2,6	6,5	2,1	7,5	7,3	3,8	14,0	
2	4,6	4,3	5,5	3,4	5,8	19,7	23,7	
3	13,7	11,6	13,9	4,1	8,0	10,5	12,0	
4	79,1	77,6	77,7	81,6	74,5	50,8	39,7	
méricarpes								

C. stagnalis, espèce amphibie qui fleurit sur l'accomodat à rosettes flottantes et sur l'accomodat terrestre, possède, sur la première forme des stigmates dressés-étalés. La disposition des fleurs et la pollinisation de la forme à rosettes sont comparables à celles de *C. cribrosa*. La population provient du département du Cher (France).

C. hamulata, espèce voisine de *C. brutia*, possède une disposition de fleurs et un mécanisme de pollinisation tout à fait analogues à ceux de *C. brutia*. Provenance de la population : département du Loiret (France).

Dans le Tableau, nous avons incorporé la forme submergée de *C. lusitanica* dans les colonnes « pollinisation par contact ; stigmate courbé vers l'anthere ; dans l'eau ». Sur les exemplaires en fruit, on ne pouvait plus voir comment les fleurs femelles étaient pollinisées. Toutefois sur certaines plantes florifères étudiées, le contact visible fut fréquent. Nous supposons, par conséquent, que c'est le mode principal pour l'accomodat submergé de cette population.

Le pourcentage de méricarpes réussis ainsi que le pourcentage de fruits avortés (méricarpes 0) rejoignent les résultats obtenus pour *C. lenisulca*, espèce dont la forme submergée possède une pollinisation par contact comparable. Pour cette raison, nous avons traité, dans les conclusions, les deux espèces ensemble. Il reste cependant la possibilité que chez *C. lusitanica*, un certain nombre de fécondations réussies pourraient être dues à la cléistogamie de 2^e ordre, donc à une pollinisation sans contact.

Pour *C. cribrosa* et *C. stagnalis*, nous avons ajouté la pollinisation ep-hydrophile. Cette pollinisation a été constaté *in vitro* ; il est donc probable qu'elle s'effectue aussi dans la nature.

Quelques conclusions se dégagent de ce Tableau :

- La pollinisation par contact donne un pourcentage élevé de méricarpes réussis.
- Le pourcentage de méricarpes réussis chez les espèces sans contact est nettement moins élevé.
- Le pourcentage de fruits normaux — à 4 méricarpes — est sensiblement plus important chez les espèces à pollinisation par contact que chez celles sans contact.
- Le pourcentage de fruits avortés (méricarpes 0) est considérablement plus élevé chez les espèces sans contact que chez les espèces à pollinisation par contact.
- Parmi les espèces à pollinisation par contact, celles dont l'étamine se courbe vers un stigmate montre le rendement le plus élevé. Le mécanisme inverse (orientation du stigmate vers l'anthere) pourrait donc être moins efficace.
- Chez *C. lusitanica* et *C. lenisulca*, les pourcentages de méricarpes réussis sont à peu près semblables, mais *C. lenisulca* possède un pourcentage plus élevé de fruits à 4 méricarpes. Cette dernière valeur dépasse celles de toutes les autres espèces.
- Le mécanisme par l'étamine se courbant est quasi indépendant du milieu ; le pourcentage de méricarpes bien développés chez la forme terrestre de *C. regis-jubæ* est peu différent des pourcentages des deux espèces hydrophiles *C. brutia* et *C. hamulata*. Ces trois espèces n'ont pas de fruits complètement avortés.
- Le pourcentage de méricarpes normaux est plus élevé chez *C. cribrosa* que chez *C. stagnalis*. Il y a aussi une différence entre les nombres de fruits normalement développés : chez *C. cribrosa* ce nombre concerne encore la moitié des fruits tandis que chez *C. stagnalis*

il n'atteint que 40 %. Nous ignorons la cause de cette différence. La quantité de pollen pourrait jouer un rôle : l'anthere de *C. cribrosa*, très volumineuse, contient une quantité plus importante de pollen.

IX. Tendances évolutives et adaptations

Lorsqu'on étudie les quelques espèces actuelles traitées dans cet article, on trouve un réseau complexe de combinaisons entre formes écologiques et différents types de pollinisation, aboutissements des lignées qui — avant notre ère — se sont ramifiées, séparées, entrecroisées.

Nos connaissances sont encore trop incomplètes pour essayer de retracer leurs voies. Cependant, au point de vue biologie florale, nous pouvons faire quelques suggestions.

Les Callitriches sont probablement issues d'ancêtres terrestres, à pollinisation aérienne sans contact, ayant peut-être déjà des fleurs réduites ; il pourrait s'agir d'anémophiles.

Au cours de la diversification de différentes espèces et groupes d'espèces, deux tendances principales se sont manifestées :

- spécialisation du mécanisme de pollinisation conduisant vers le contact anthère-stigmate, et donc vers la géitonogamie obligatoire ;
- adaptation de la pollinisation au milieu aquatique, accompagnée de certaines réductions.

Ces tendances apparaissent parfois ensemble dans une même espèce, mais peuvent être aussi indépendantes l'une de l'autre.

Les espèces terrestres montrent uniquement la première tendance ; ces Callitriches — et donc leur pollinisation — ne possèdent aucune adaptation à la vie aquatique.

L'inverse existe chez des espèces submergées : l'adaptation à l'habitat aquatique est optimale, aussi bien pour la pollinisation (phénomènes de réduction) que pour les caractères morphologiques et anatomiques, mais la pollinisation s'effectue sans contact.

Entre ces deux extrêmes, plusieurs combinaisons s'avèrent possibles.

Parmi celles-ci, les espèces amphibies à pollinisation aérienne sans contact montrent probablement divers caractères proches de ceux de l'ancêtre hypothétique ; leurs modèles de fleurs et le mécanisme de pollinisation sont parmi les moins spécialisés. L'exine et l'endothécium ressemblent tout à fait à ceux d'une Angiosperme terrestre. Cependant, l'ép-hydrophilie est possible, ce qui pourrait être l'un des premiers pas vers l'adaptation de la pollinisation à l'habitat aquatique. Il faut encore noter que ces espèces ne connaissent pas de floraison submergée.

Chez *C. lenisulca* et *C. lusitanica*, les deux tendances vont ensemble. N'ayant pas d'accommodats terrestres, ces espèces peuvent fleurir sur leurs rosettes flottantes ; elles achèvent, cependant, leur cycle de reproduction souvent en état complètement submergé. L'adaptation au milieu aquatique est donc très marquée. Toutefois, quelques caractères « terrestres » sont présents : exine, épaississements de l'endothécium. Cet endothécium peut fonctionner dans l'air et rend ainsi possible la pollinisation aérienne.

Chez les espèces amphibies hyp-hydrophiles par contact — *C. brutia* et *C. hamulata* — l'adaptation de la pollinisation à l'habitat aquatique est encore plus accusée : la pollinisa-

tion, sur les 3 accommodats, s'effectue uniquement dans ce milieu ; l'endothécium montre une réduction des épaisissements tandis que le sporoderme est extrêmement mince et sans ornements. En revanche, ces Callitriches vivent souvent longtemps sur sol émergé ; peut-être s'agit-il d'un reste de leur héritage terrestre et on constate le fait curieux que ces formes sont hyp-hydrogames.

Quelques autres tendances apparaissent dans le genre :

— l'apogamie ; chez *C. palustris*, la forme terrestre, montrant une forte réduction de stigmates ainsi que des étamines avortées, est apospore (SCHOTSMAN, 1954 ; 1967a).

— la cléistogamie de 2^e ordre, chez *C. hermaphroditica*, espèce submergée, probablement le seul mode de pollinisation.

Pour terminer, attirons l'attention sur le phénomène de convergence. Les mécanismes de pollinisation montrent parfois des analogies plus ou moins importantes. La pollinisation de *C. lenisulca*, notamment, a plusieurs points en commun avec celle de *C. lusitanica*. Mais en ce qui concerne les caractères morphologiques, anatomiques et caryologiques, ces espèces sont très éloignées l'une de l'autre.

C. regis-jubæ et *C. brutia* montrent aussi une analogie intéressante : la forme terrestre de *C. regis-jubæ* — et donc à pollinisation aérienne — présente le même modèle de fleurs et le même mécanisme par contact que l'hyp-hydrogame par contact *C. brutia*, mais ces espèces ne sont aucunement affines. Ce mécanisme, probablement le plus efficace, s'est donc développé dans deux milieux différents et chez des espèces non voisines.

X. Comparaison entre les Callitriches et d'autres Angiospermes aquatiques

Dans son livre classique sur les plantes aquatiques, ARBER (1920) écrivit la remarque suivante : « The most notable characteristic of the flowers of the majority of Aquatic Angiosperms is that they make singularly little concession to the aquatic medium ».

Il est vrai que la plupart des hydrophytes vasculaires possèdent des fleurs qui ne diffèrent aucunement des espèces ou des genres voisins vivant sur terre ferme. Leurs fleurs flottent sur l'eau ou émergent et même si les parties végétatives se développent sous la surface de l'eau, la morphologie florale ainsi que la pollinisation restent tout à fait semblables à celles des plantes terrestres. Nous pensons ici à : *Lobelia dortmanna*, *Utricularia*, *Nymphaea*, *Nuphar*, *Limnanthemum*, *Hottonia*, *Trapa*, *Alismataceæ*, *Pontederiaceæ*, *Aponogetonaceæ*, etc...

Plusieurs sont des anémophiles (*Sparganium*, *Hippuris*, *Myriophyllum*, *Littorella*), d'autres des entomophiles (*Ranunculus*, *Menyanthes*, *Trapa*, *Bacopa*, *Utricularia* : SCULTHORPE, 1967 ; *Alisma*, *Nymphaea*, *Hottonia* : FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979).

Parmi les Angiospermes submergées, quelques espèces possèdent des fleurs flottantes, parfois détachées de la plante. Cependant, le pollen n'est pas transféré sur la surface de l'eau, mais dans l'air. On voit que, même chez ces espèces très adaptées à un habitat aquatique, le pollen ainsi que les stigmates n'entrent pas en contact avec l'eau ; différentes structures et mécanismes empêchent leur humectage (*Hydrilla verticillata*, *Lagarosiphon muscoides*, *Vallisneria*, *Enhalus acoroides* : ERNST-SCHWARZENBACH, 1945 ; DEN HARTOG, 1957). En effet, le contact avec l'eau a généralement une influence nuisible voire mortelle sur

le pollen, bien que chez quelques Angiospermes terrestres, les grains possèdent une certaine résistance (HAGERUP, 1950 ; DAUMANN, 1963, 1970 ; EISIKOWITCH & WOODSELL, 1975 ; GILISSEN & BRANTJES, 1978). Il en résulte que des plantes dont les grains de pollen supportent le contact avec l'eau et germent à la surface ainsi que celles dont le pollen fonctionne seulement dans ce milieu, sont peu nombreuses. A ce petit groupe appartiennent des espèces à pollinisation ep-hydrophile et hyp-hydrophile.

L'ep-hydrophilie a été constatée notamment chez quelques espèces d'*Elodea* (ERNST-SCHWARZENBACH, 1945) et chez *Potamogeton pectinatus* ; elle est probable chez *Ruppia maritima* (PETTITT & JERMY, 1975). D'après DE COCK (1980), le pollen filiforme de *Zostera*, souvent libéré dans l'eau, peut aussi se répandre à la surface.

Le groupe des espèces hyp-hydrogames comprend surtout des plantes à pollinisation sous-marine, appartenant notamment aux genres suivants : *Thalassia*, *Halophila*, *Posidonia*, *Halodule*, *Enhalus*, *Cymodocea*, *Thalassodendron*, *Amphibolis*. Parmi les plantes aquatiques des eaux douces, la pollinisation hyp-hydrophile fait plutôt exception (*Zannichellia*, *Najas*). On peut y ajouter *Ceratophyllum* dont la pollinisation s'effectue dans l'eau ; cependant, les étamines se détachent et les anthères s'ouvrent à la surface, dans l'air.

Il est intéressant de noter que, parmi les Dicotylédones, l'hyp-hydrophilie est seulement connue chez *Ceratophyllum* et plusieurs Callitriches ; toutes les autres espèces hyp-hydrogames appartiennent aux Monocotylédones.

L'adaptation très marquée des hyp-hydrophiles s'accompagne de phénomènes de réduction relatifs aux parties florales, à l'endothécium, au développement de l'exine. A propos de l'exine, on a constaté qu'elle est mince et parfois ornementée, notamment chez *Zannichellia*, *Enhalus acoroides* et *Thalassia hemprichii* (PETTITT, 1980). En revanche, chez plusieurs espèces, elle ne montre aucune structure (*Najas*, *Halodule*, *Halophila*, *Zostera*, *Ceratophyllum* ; PETTITT & JERMY, 1975). Chez les espèces sous-marines, ce sont, d'après PETTITT (*l.c.*), seulement des grains sphériques qui possèdent une exine sculptée (*Enhalus*, *Thalassia*) ; l'exine est fortement réduite ou absente sur des grains enfermés dans des tubes moniliformes (*Halophila*) et sur des grains filiformes (*Zostera*, *Posidonia*, *Amphibolis*, *Heterozostera*, *Thalassodendron*). La présence de l'exine reste, d'ailleurs, parfois difficile à démontrer, notamment chez *Zostera*, *Halodule* et *Thalassodendron* (PETTITT, *l.c.*).

En ce qui concerne la germination du pollen, il faut attirer l'attention sur le fait intéressant que chez *Amphibolis* un contact entre stigmate et grain de pollen soit nécessaire pour activer la formation du tube pollinique (PETTITT, DUCKER & KNOX, 1981). En revanche, chez *Thalassia*, les grains de pollen, se trouvant dans une masse gélatineuse, germent et forment des tubes polliniques avant d'être arrivés aux stigmates (DEN HARTOG, 1970).

Des espèces monoïques à fleurs unisexuées sont peu communes parmi les hydrophytes (*Zannichellia*, *Ceratophyllum*). La géitonogamie semble assez exceptionnelle ; elle existerait notamment chez *Zannichellia*, mais sous forme d'une pollinisation hyp-hydrophile sans contact.

Quelques particularités observées chez les Callitriches sont plus ou moins comparables à celles connues chez quelques autres genres d'hydrophytes : l'existence des espèces terrestres et aquatiques appartenant au même genre (*Utricularia*, mais la biologie florale est très différente) ; la déhiscence et la pollinisation à deux niveaux (*Zostera*, DE COCK, *l.c.*), phénomènes semblant très rares en dehors des Callitriches ; la formation de « brosses » entre anthère et stigmate (*Elatine brochoni* et *E. alsinastrum* ; SCHOTSMAN, 1967b ; SCHOTSMAN

CALLITRICHES

—
—
—
—
—
—
—
—
—

La plupart des espèces monoïques ; dioecie probable chez 2 espèces.

Forte tendance à la géitonogamie (pollinisation sans contact) ou géitonogamie obligatoire (pollinisation par contact entre anthère et stigmate).

Contact entre anthère et stigmate dans l'air : *C. regis-jubæ* ; géitonogamie.

Germination du pollen après adhérence au stigmate : probable chez formes et espèces à pollinisation hyp-hydrophile sans contact.

Germination du pollen à courte distance du stigmate : pollen flottant de *C. platycarpa*, etc. (*in vitro*).

Germination du pollen dans l'anthère, « brosses » de tubes polliniques : *C. brutia*, *C. hamulata*, *C. lenisulca* (pollinisation hyp-hydrophile par contact).

Ep-hydrophilie : probable chez toutes les espèces amphibies à pollinisation aérienne (formes à rosettes) ; possible chez *C. lenisulca* et *C. lusitanica* (formes à rosettes).

AUTRES ANGIOSPERMES AQUATIQUES

Fleurs ♂ détachées, flottantes : *Elodea*, *Vallisneria*.

Étamines détachées, flottantes : *Ceratophyllum*.

Staminodes ou étamines fonctionnant comme appareil de « voile » : *Hydrilla*, *Lagarosiphon*, *Elodea canadensis*.

Anthères explosives : *Elodea occidentalis*, *Hydrilla verticillata*.

Pollen filiforme : *Posidonia*, *Zostera maritima*, *Cymodocea*, *Amphibolis*, *Heterozostera*, *Thalassodendron*.

Tubes mucilagineux contenant chacun 4 grains de pollen : *Halophila*.

Pollen enrobé de substance visqueuse : *Thalassia*.

Pollen restant en tétrades : *Elodea canadensis*, *E. occidentalis*.

Monoïques : notamment *Najas*, *Ceratophyllum*, *Zannichellia*, *Zostera*, *Halophila decipiens* ; dioïques : *Vallisneria*, plusieurs *Elodea*, la plupart des espèces à pollinisation sous-marine.

Tendance à la géitonogamie plutôt rare : notamment *Zannichellia* (pollinisation sans contact).

Elatine hexandra, *E. brochoni*, *E. alsinastrum* ; autogamie.

Adhérence au stigmate nécessaire : *Amphibolis*, *Zostera* ; probablement *Halophila* (pollinisation sans contact).

Germination à distance des stigmates : *Thalassia* (pollinisation sous-marine).

Germination du pollen dans l'anthère, avec « brosses » : *Elatine* (pollinisation aérienne par contact).

Germination dans l'anthère ou dans l'enveloppe qui l'entoure : *Najas* (pollinisation hyp-hydrophile sans contact).

Elodea canadensis, *E. occidentalis*, *E. callitrichoides*, *Potamogeton pectinatus* ; probable : *Ruppia maritima* ; parfois : *Zostera*.

CALLITRICHES

AUTRES ANGIOSPERMES AQUATIQUES

Hyp-hydrophilie : espèces submergées (*C. hermaphroditica*, *C. truncata*, etc.); *C. brutia*, *C. hamulata*.

Principalement hyp-hydrophiles : *C. lenisulca*, *C. lusitanica*.

Zannichellia, *Najas* ; Angiospermes marines.

Zostera, *Ruppia*.

PHÉNOMÈNES DE RÉDUCTION :

Périanthe 0 (toutes les espèces).

Étamine 1 (toutes les espèces).

Fleur ♀ à 4 ovules (toutes les espèces).

Bandes épaissies de l'endothécium réduites, parfois absentes dans quelques cellules : *C. brutia*, *C. hamulata* (hyp-hydrogames).

Bandes absentes : espèces submergées (*C. hermaphroditica*, *C. fassettii*, *C. truncata*, etc.).

Exine ornementée présente : espèces amphibies à pollinisation aérienne (ep-hydrophilie possible) : *C. cribrosa*, *C. platycarpa*, etc. ; espèces principalement hyp-hydrogames : *C. lenisulca*, *C. lusitanica*.

Exine extrêmement réduite ou absente : *C. brutia*, *C. hamulata* (hyp-hydrogames) ; espèces submergées.

Périanthe 0 : *Zostera*, *Zannichellia* (fleur ♂), *Najas graminea* (fleur ♀).

Étamine 1 : *Zannichellia* ; 1 anthère sessile : *Najas sp.*

Fleur ♀ à 1 ovule : *Ceratophyllum*, *Zostera*, *Najas*, *Zannichellia*, *Posidonia*.

Bandes réduites : *Xystrolobus*, *Ottelia* (pollinisation aérienne) ; *Zostera* (pollinisation hyp-hydrophile, parfois ep-hydrophile).

Hydrocharis morsus-ranæ, *Hydrilla*, *Lagarosiphon* (pollinisation aérienne) ; *Elodea occidentalis* (ep-hydrogame) ; *Halophila* (hyp-hydrogame).

Potamogeton pectinatus (ep-hydrogame) ; *Thalassia hemprichii*, *Enhalus acoroides* (espèces marines) ; *Ruppia* ; *Zannichellia palustris* (faiblement ornementée).

Exine extrêmement mince, sans structure : *Najas flexilis*, *Ceratophyllum* ; *Halophila decipiens*, *Halodule wrightii* (espèces marines).

Exine difficile à mettre en évidence : *Zostera*, *Halodule*, *Thalassodendron* (espèces marines).

Exine vraiment absente : *Halophila stipulacea*, *Amphibolis antarctica* (espèces marines).

Les quelques exemples donnés dans cet aperçu ont été empruntés aux travaux suivants : ARBER (1920) ; ERNST-SCHWARZENBACH (1945 ; 1956) ; DEN HARTOG (1957 ; 1970) ; SCHOTSMAN (1967b), SCHOTSMAN & BOSSERDET (1966) ; SCULTHORPE (1967) ; DUCKER & al. (1976 ; 1978) ; PETTITT (1980) ; PETTITT & al. (1975 ; 1981) ; DE COCK (1980).

En ce qui concerne les Callitriches : SCHOTSMAN ; résultats mentionnés dans le présent travail et articles cités en bibliographie.

CONCLUSIONS

Dans cette étude, nous avons expliqué et comparé plusieurs observations sur la pollinisation dans le genre *Callitriche*. Elles nous ont permis d'acquérir une connaissance assez détaillée chez une quinzaine d'espèces et une notion plus globale chez certaines autres espèces.

Il s'est avéré que, malgré les fleurs unisexuées réduites et très uniformes dans le genre, les *Callitriches* présentent une diversité inattendue de types de pollinisation : pollinisation sans contact et par contact entre anthère et stigmate(s), en combinaison avec l'hyp-hydrophilie et la pollinisation aérienne ; à ces types s'ajoutent l'ep-hydrophilie, différents mécanismes de contact et quelques variations de pollinisation sans contact.

Certaines espèces montrent une plasticité remarquable de leur système de pollinisation qui peut s'adapter à l'eau et à l'air. En revanche, d'autres ne possèdent qu'un seul mécanisme : il reste le même sur tous les accommodats.

Les détails de types de pollinisation sont parfois surprenants : rappelons les deux mécanismes de contact chez *C. regis-jubæ*, dont le plus efficace fonctionne sur la forme terrestre lors du dessèchement progressif du substratum et *C. lenisulca*, dont chaque fleur femelle reçoit le pollen de deux fleurs mâles, souvent d'âge différent ; rappelons aussi la précision avec laquelle une étamine se courbe vers « son » stigmate, les « brosses » de tubes polliniques, les espèces terrestres dont la position de l'anthère, située entre deux stigmates, rend le contact quasi inévitable.

A peu près tous les types de pollinisation conduisent à la géitonogamie (au point de vue génétique équivalente à l'autofécondation) : obligatoire chez les espèces à mécanismes de contact, moins stricte chez les autres. L'extrême rareté d'hybrides interspécifiques s'explique, en partie, par cette forte tendance à l'auto-pollinisation qui règne dans le genre.

En dépit des conséquences défavorables, la géitonogamie obligatoire présente des avantages — et peut même être essentielle — pour la survie de plusieurs annuelles vivant dans des milieux à conditions extrêmes.

Une autre tendance qui se manifeste dans le genre concerne les phénomènes de réduction. Ceux qui affectent la taille de l'anthère et le nombre de grains de pollen qu'elle contient, sont liés aux mécanismes de contact. La réduction de l'endothécium et celle de l'exine sont indicatives d'une pollinisation strictement hyp-hydrophile.

La pollinisation des *Callitriches* resta longtemps mal connue. On considéra quelques espèces comme des anémophiles, d'autres comme des hydrophiles à pollinisation plus ou moins aléatoire.

Nos observations révèlent que la réalité est beaucoup plus complexe — et plus fascinante — que ce qu'on avait pensé. Elles mettent aussi en relief que, par rapport aux autres Angiospermes aquatiques, la pollinisation des *Callitriches* présente plusieurs traits uniques. Par ailleurs, ce sont les résultats de ces observations qui nous permettent d'élucider différents problèmes : les rendements de fruits très inégaux des espèces, la variation discontinue entre les populations locales d'une seule espèce, les possibilités et les impossibilités d'hybridations intra- et interspécifiques. L'étude de la biologie florale démontre ainsi son impor-

tance pour la biosystématique de ce genre critique qui demande une approche large et diversifiée, donc multidisciplinaire.

Dans le domaine de la pollinisation, plusieurs détails restent encore mal compris, d'autres sont à peine abordés : la durée de réceptivité des stigmates, le rôle de la pollinisation du deuxième stigmate chez *C. lenisulca*, la reconnaissance du pollen, la fonction de la columelle, le mécanisme de déhiscence chez les anthères submergées.

LISTE DE QUELQUES *CALLITRICHE* ET LEUR POLLINISATION

ESPÈCES AMPHIBIES

- C. brutia* et *C. hamulata* : pollinisation hyp-hydrophile par contact entre anthère et stigmate (formes submergée, à rosettes, terrestre).
- C. cophocarpa*, *C. cribrosa*, *C. obtusangula*, *C. platycarpa*, *C. stagnalis* : pollinisation aérienne sans contact entre anthère et stigmates (formes à rosettes, terrestre) ; ep-hydrophilie probable dans la nature (forme à rosettes ; constatée *in vitro*).
- C. palustris* : pollinisation sans contact possible (forme à rosettes) ; apospore sous sa forme terrestre.
- C. regis-jubæ* : pollinisation aérienne par contact ; la forme terrestre et la forme à rosettes diffèrent par leur mécanisme ; pollinisation hyp-hydrophile par contact, occasionnellement sur fleurs immergées.

ESPÈCES À DEUX FORMES, SANS FORME TERRESTRE

- C. lenisulca* : pollinisation hyp-hydrophile par contact (forme submergée) ; principalement hyp-hydrophile par contact mais parfois contact aérien sur la forme à rosettes.
- C. lusitanica* : pollinisation hyp-hydrophile par contact ; possibilité de cléistogamie de 2^e ordre, donc sans contact (forme submergée). En cas de formation de rosettes : principalement par contact, hyp-hydrophile et aérienne ; possibilité de pollinisation aérienne sans contact et d'ep-hydrophilie.
- C. mathezii* : pollinisation aérienne sans contact (forme à rosettes, quasi dioïque).

ESPÈCES TERRESTRES

- C. deflexa*, *C. peploides*, *C. sonderi*, *C. terrestris* : pollinisation aérienne par contact.

ESPÈCES SUBMERGÉES

- C. fassettii* et *C. pulchra* : pollinisation hyp-hydrophile, mais nous n'en connaissons pas les détails.
- C. hermaphroditica* : fort probablement pollinisation hyp-hydrophile sans contact en « espace clos » (cléistogamie de 2^e ordre).
- C. truncata* subsp. *occidentalis* : pollinisation hyp-hydrophile sans contact, sans « espace clos ».

REMERCIEMENTS : J'exprime ma vive gratitude à B. MOLESWORTH-ALLEN, guide enthousiaste et infatigable sur le terrain ; c'est grâce à sa connaissance parfaite des localités de *Callitriche*, souvent très isolées et quasi inaccessibles, que j'ai pu entreprendre ce travail. Je remercie très vivement : le Pr. J.-F. LEROY (Laboratoire de Phanérogamie, Paris) qui a manifesté beaucoup d'intérêt pour ce travail ; G. CHYPRE qui a soigneusement reproduit mes dessins ; M. CHA-

LOPIN et N. D'AMICO qui ont effectué avec beaucoup de soin les préparations des anthères ; le Pr. C. VAN DEN HOEK (Laboratoire de Systématique, Centre Biologique, Haren, Pays-Bas) pour l'accueil bienveillant qu'il m'a réservé dans cet Institut et pour l'intérêt qu'il a porté à cette étude ; le Dr. N. B. M. BRANTJES dont les suggestions m'ont été très précieuses ; le Dr. Ch. H. ANDREAS pour sa collaboration sur le terrain et la dactylographie de ce texte ; A. HUIZENGA pour son aide technique. Les recherches sur le terrain ont pu être menées à bien grâce à deux subventions accordées par le CNRS au Laboratoire associé 218.

BIBLIOGRAPHIE

- ARBER, A., 1920. — *Waterplants — A study of Aquatic Angiosperms*, Cambridge. (Reprint in CRAMER, J. 1963).
- BALFOUR, I. B., 1879. — On the genus *Halophila*. *Trans. and Proc. Bot. Soc. Edinburgh* 13 : 290-343.
- CLAPHAM, A. R., TUTIN, T. G. & WARBURG, E. F., 1962. — *Flora of the British Isles*, Ed. 2, Cambridge.
- CRAMER, J., 1963. — *Historiæ naturalis Classica* 23, New York.
- CRANWELL, L., 1942. — New Zealand Pollenstudies. I. *Rec. Auckland Inst. and Mus.* 2 : 280-308.
- DAUMANN, E., 1963. — Zur Frage nach dem Ursprung der Hydrogamie. Zugleich ein Beitrag zur Blütenökologie von *Potamogeton*. *Preslia* 35 : 23-30.
- DAUMANN, E., 1970. — Zur Frage nach der Bestäubung durch Regen (Ombrogamie). *Preslia* 42 : 220-224.
- DE COCK, A. W. A. M., 1980. — *Flowering Biology of the Seagrass *Zostera marina* L.* Thèse, Université Nijmegen (Pays-Bas).
- DELPINO, F., 1870. — Ulteriori osservazione sulla dicogamia nel regno vegetale. Capo secondo, I, II. *Atti Soc. ital. sci. nat.* 13 : 167-187.
- DELPINO, F. & ASCHERSON, P., 1871. — Frederico Delpino's Eintheilung der Pflanzen nach dem Mechanismus der dichogamischen Befruchtung und Bemerkungen über die Befruchtungsvorgänge bei Wasserpflanzen. *Bot. Zeitung (Berlin)* 29 : 443-445 ; 447-459 ; 463-467.
- DEN HARTOG, C., 1957. — Hydrocharitaceæ. *Flora Malesiana*, ser. I, 5 (4) : 381-413.
- DEN HARTOG, C., 1970. — *The Seagrasses of the World*, Amsterdam, London.
- DUCKER, S. C. & KNOX, R. B., 1976. — Submarine pollination in seagrasses. *Nature* 263 : 705-706.
- DUCKER, S. C., PETTITT, J. M. & KNOX, R. B., 1978. — Biology of Australian seagrasses : pollen development and submarine pollination in *Amphibolis antarctica* and *Thalassodendron ciliatum* (Cymodoceaceæ). *Austr. J. Bot.* 26 : 265-285.
- EISIKOWITCH, D. & WOODSELL, S. R. J., 1975. — The effect of water on pollen germination in two species of *Primula*. *Evolution* 28 : 692-694.
- ERDTMAN, G., 1966. — *Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms*, New York, London.
- ERNST-SCHWARZENBACH, M., 1945. — Zur Blütenbiologie einiger Hydrocharitaceen. *Ber. schweiz. Bot. Ges.* 55 : 33-69.
- ERNST-SCHWARZENBACH, M., 1951. — Die Ursachen der verminderten Fertilität von *Elodea*-Arten. *Planta* 39 : 542-570.
- ERNST-SCHWARZENBACH, M., 1956. — Kleistogamie und Antherenbau in der Hydrocharitaceengattung *Ottelia*. *Phytomorphologia* 6 : 296-312.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L., 1979. — *The principles of pollination ecology*, Toronto.

- GILISSEN, L. J. W. & BRANTJES, N. B. M., 1978. — Pollen coat and fertilization. *Acta Bot. Neerl.* 27 : 205-212.
- HAGERUP, O., 1950. — Rain-pollination. *Kgl. danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd.* 18 : 5.
- HEDBERG, I. & HEDBERG, O., 1977. — Chromosome numbers of afroalpine and afromontane Angiosperms. *Bot. Notiser* 130 : 1-24.
- HEGELMAIER, F., 1864. — *Monographie der Gattung Callitriche*, Stuttgart.
- HEGELMAIER, F., 1867. — Zur Systematik von Callitriche. *Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg* 9 : 1-41.
- JÖNSSON, B., 1883-1884. — Om befruktningen hos släktet Naias samt hos Callitriche autumnalis. *Lunds Univ. Arsskrift* 20 : 1-26.
- JÖRGENSEN, C. A., 1923. — Studies on Callitrichaceæ. *Bot. Tidsskrift* 38 : 81-216.
- PETTITT, J. M., 1980. — Reproduction in Seagrasses : Nature of the Pollen and receptive surface of the stigma in the Hydrocharitaceæ. *Ann. Bot.* 45 : 257-271.
- PETTITT, J. M., DUCKER, S. C. & KNOX, R. B., 1981. — La pollinisation sous-marine. *Pour la Science* 43 : 90-98.
- PETTITT, J. M. & JERMY, A. C., 1975. — Pollen in hydrophilous Angiosperms. *Micron* 5 : 377-405.
- PROCTOR, M. C. F. & YEO, P., 1975. — *The pollination of flowers*, London.
- RECHINGER, K. H., 1976. — *Flora des Iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge*. Lfg. 118 : 1-6 ; 4 pl.
- SAVIDGE, J. P., 1959. — An interspecific hybrid in European Callitriche. *Proc. Bot. Soc. Brit. Isles* 3 : 335.
- SCHENCK, H., 1885. — Die Biologie der Wassergewächse. *Verh. naturhist. Ver. preuss. Rheinlande, Westfalens u. Reg.-Bezirks Osnabrück* 42 (Folge V, Jahrg. 2) : 217-380.
- SCHOTSMAN, H. D., 1954. — A taxonomic spectrum of the section Eu-Callitriche in the Netherlands. *Acta Bot. Neerl.* 3 : 313-385.
- SCHOTSMAN, H. D., 1958. — Beitrag zur Kenntnis der Callitriche-Arten in Bayern. *Ber. bayer. Bot. Ges.* 32 : 128-140.
- SCHOTSMAN, H. D., 1961a. — Notes on some portuguese species of Callitriche. *Bol. Soc. Brot.*, ser. 2, 35 : 95-127.
- SCHOTSMAN, H. D., 1961b. — Contribution à l'étude des Callitriche du Canton de Neuchâtel. *Bull. Soc. Neuchât. Sc. nat.* 84 : 89-101.
- SCHOTSMAN, H. D., 1965. — Note sur Callitriche *cribrosa* Schotsm. nov. spec. *Bull. Cent. Étud. Rech. sci., Biarritz* 5 : 317-329.
- SCHOTSMAN, H. D., 1966. — Note sur Callitriche *fassetii* Schotsm. nov. spec. *Acta Bot. Neerl.* 15 : 477-483.
- SCHOTSMAN, H. D., 1967a. — *Les Callitriches — Espèces de France et Taxa nouveaux d'Europe*, Paris.
- SCHOTSMAN, H. D., 1967b. — Notes sur *Elatine alsinastrum* L. I. *Bull. Cent. Étud. Rech. sci., Biarritz* 6 : 739-747.
- SCHOTSMAN, H. D., 1968. — Le nombre chromosomique de Callitriche *cribrosa* Schotsm. *Bull. Cent. Étud. Rech. sci., Biarritz* 7 : 87-88.
- SCHOTSMAN, H. D., 1971a. — Étude sur les Callitriches du Maroc. Quelques nouvelles observations sur *C. cribrosa* Schotsm. *Bull. Sc. Nat. Maroc* 51 : 157-166.
- SCHOTSMAN, H. D., 1971b. — Clavaud. Sa vie — son œuvre. *Bull. Cent. Étud. Rech. sci., Biarritz* 8 : 709-791.
- SCHOTSMAN, H. D., 1976. — *Callitrichaceæ*. Voir : RECHINGER, K. H.

- SCHOTSMAN, H. D., 1977. — Callitriches de la région méditerranéenne. *Bull. Cent. Étud. Rech. sci., Biarritz* 11 : 241-312.
- SCHOTSMAN, H. D., 1982. — *L'hybridation chez les Callitriches*. Colloque « Hybridation et Systématique ». Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris.
- SCHOTSMAN, H. D. & ANDREAS, Ch. H., 1974. — Callitriche lenisulca Clav., espèce méconnue. *Bull. Cent. Étud. Rech. sci., Biarritz* 10 : 285-317.
- SCHOTSMAN, H. D. & BOSSERDET, P., 1966. — Notes sur Elatine brochoni Clav. *Bull. Cent. Étud. Rech. sci., Biarritz* 6 : 261-267.
- SCHOTSMAN, H. D. & HALDIMANN, G., 1981. — Callitriches inédites du Jura français — *C. cophocarpa* Sendtn., *C. platycarpa* Kütz. et l'hybride dans la partie septentrionale. *Bull. Soc. Neuchât. Sc. nat.* 104 : 131-143.
- SCULTHORPE, C. D., 1967. — *The Biology of aquatic vascular plants*, London.
- STAEDTLER, G., 1923. — Reduktionserscheinungen im Bau der Antherenwand. *Flora*, N. F. 16 : 85-108.
- STRASSBURGER, E., 1902. — Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen. *Jahrb. wiss. Bot.* 37 : 477-526.
- TAKHTAJAN, A., 1959. — *Die Evolution der Angiospermen*, Jena.
- VAN CAMPO-DUPLAN, M., 1951. — Remarques sur les grains de pollen de quelques plantes aquatiques. *Bull. Soc. Bot. Nord France* 4 : 36-39.